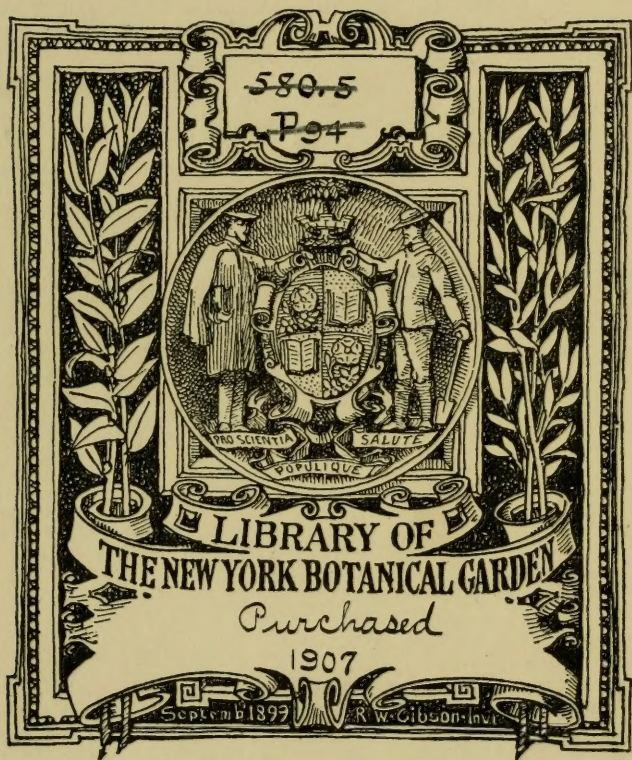


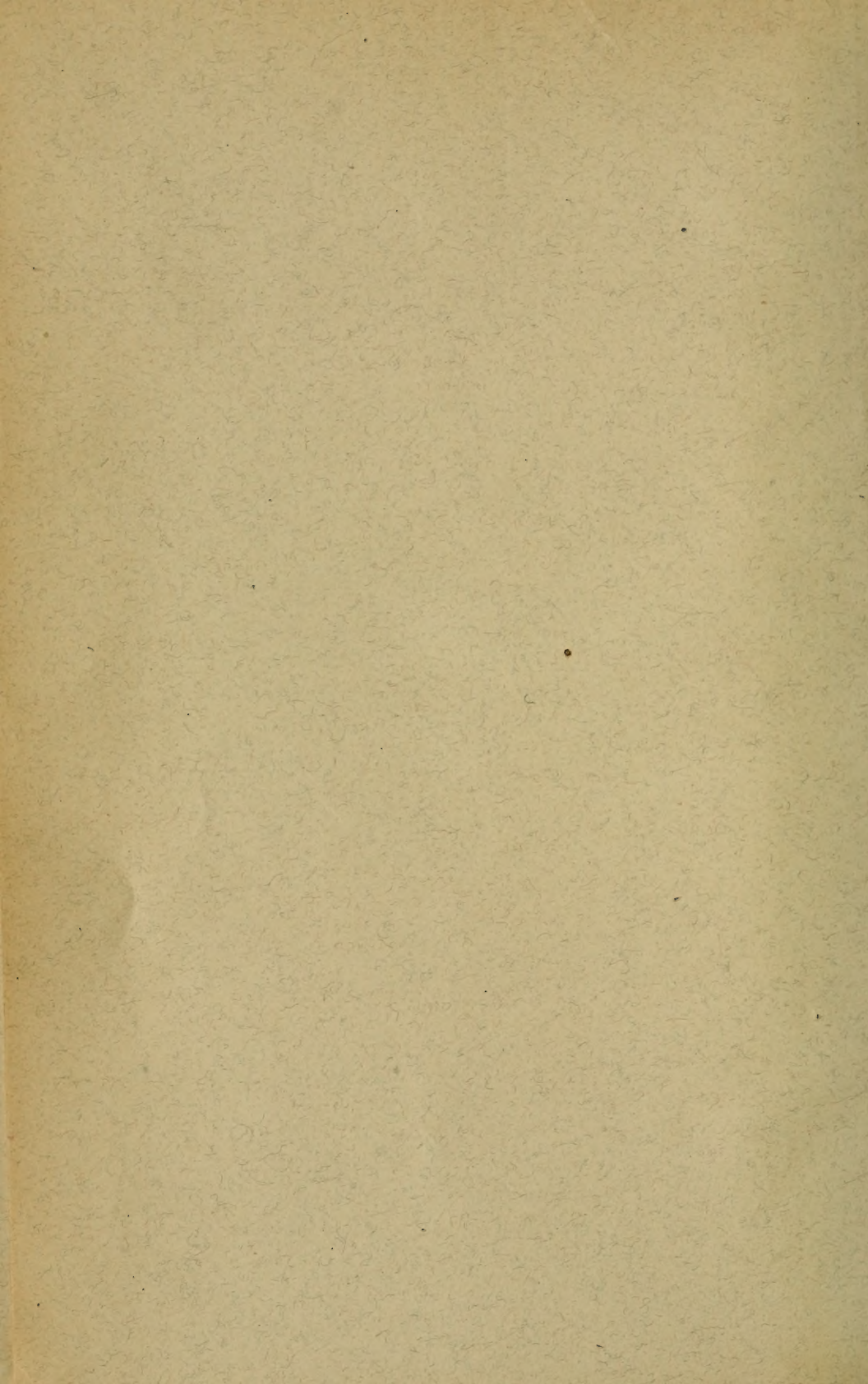
SHOUT
SHARE **IT**



XP .R858

Bd. 1





PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ERSTER BAND

MIT 1 TAFEL UND 121 ABBILDUNGEN IM TEXT



LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1907

XP
.R 858
Bd. 1.

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Erstes Heft.

R. v. Wettstein und J. P. Lotsy, Vorwort.	Seite
Eduard Strasburger, Die Ontogenie der Zelle seit 1875	1
D. H. Scott, The Present Position of Palaeozoic Botany	139
E. A. Newell Arber, Bibliography of Literature on Palaeozoic Fossil Plants	218
Ch. Flahault, Les progrès de la Géographie botanique depuis 1884 . . .	243

Zweites Heft.

L. Laurent, Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade	319
W. Bateson, The progress of Genetics since the rediscovery of Mendel's papers	368
Friedrich Czapek, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896 . .	419

Drittes Heft.

R. P. van Calcar, Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifitätslehre seit 1870 mit besonderer Berücksichtigung der Tuberkelbazillen und der säurefesten Stäbchen	533
---	-----

Vorwort.

Der große, von Jahr zu Jahr wachsende Umfang der botanischen Literatur macht nicht nur die schnelle Veröffentlichung von Referaten über die einzelnen Arbeiten nötig, sondern auch das Erscheinen zusammenfassender Übersichten über größere Gebiete der Wissenschaft.

Beiden Bedürfnissen trachtet die Association internationale des Botanistes zu entsprechen; ersterem durch die Herausgabe des Botanischen Centralblattes, letzterem durch die Herausgabe der „Progressus rei botanicae“, deren erstes Heft wir hiermit der Öffentlichkeit übergeben.

Die erste Bedingung zum Gelingen dieses Unternehmens ist die Zuverlässigkeit der veröffentlichten Übersichten und diese erscheint nur dann gesichert, wenn sie von hervorragenden Forschern geschrieben werden.

Der Ausschuß der Association, welcher in seiner Wiener Versammlung die Herausgabe der „Progressus“ beschloß, schätzt sich glücklich, die Mitarbeiterschaft der Herren, welche die in diesem Hefte zur Veröffentlichung kommenden Übersichten schrieben, gewonnen zu haben und er hofft, auch späterhin auf die Mitwirkung der berufensten Vertreter der verschiedenen botanischen Disziplinen rechnen zu können.

**Der Ausschuß
der Association internationale des Botanistes.**

Der Präsident: R. v. Wettstein.

Der Generalsekretär: J. P. Lotsy.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ERSTER BAND. ERSTES HEFT.



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1907

Inhaltsübersicht.

	Seite
STRASBURGER, EDUARD, Professor, Bonn. Die Ontogenie der Zelle seit 1875	1
SCOTT, H. D. Dr., Richmond, The Present Position of Palaeozoic Botany	139
NEWELL ARDER, E. A., M. A., F. L. S., F. G. S. Bibliography of Literature on Palaeozoic Fossil Plants, including some of the more important memoirs published between 1870—1905	218
FLAHAULT, CH., Professor, Montpellier, Les progrès de la Géographie botanique depuis 1884	243

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK

PROGRÈS DE LA BOTANIQUE

PROGRESS OF BOTANY

herausgegeben von der

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

redigiert von

DR. J. P. LOTSY

in Leiden.

Der große von Jahr zu Jahr wachsende Umfang der botanischen Literatur macht nicht nur die schnelle Veröffentlichung von Referaten über die einzelnen Arbeiten nötig, sondern auch das Erscheinen zusammenfassender Übersichten über größere Gebiete der Wissenschaft in hohem Grade erwünscht.

Während es eine Reihe von Zeitschriften gibt, in welchen über größere oder kleinere Gebiete der Botanik regelmäßig referiert wird, fehlte es bisher an einem Organ, in welchem planmäßig über die Fortschritte der gesamten Botanik berichtet wird, und doch ist es nur dann möglich, sich die Übersicht über die einzelnen Gebiete der Wissenschaft zu erhalten, wenn von Zeit zu Zeit in zusammenfassenden Abhandlungen ihre Entwicklung dargestellt wird.

Der Aufgabe, eine Ergänzung der bestehenden wertvollen Zeitschriftenliteratur auf botanischem Gebiete zu bilden, sollen die „Progressus“ dienen. Die erste Bedingung zum Gelingen eines solchen Unternehmens ist die Zuverlässigkeit der veröffentlichten Übersichten. Für eine solche Zuverlässigkeit kann nur dann Gewähr geboten werden, wenn die Übersichten von hervorragenden Spezialforschern auf den darzustellenden Gebieten ge-

(Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.)

Die Ontogenie der Zelle seit 1875.

Von

Eduard Strasburger.

In der Anatomie und Physiologie der Pflanzen von Franz Unger, die im Jahre 1855 erschien, ist bereits auf den Seiten 253 und 254 zu lesen: „Einen wesentlichen Unterschied zwischen Pflanze und Tier gibt es nicht Pflanzen und Tiere sind wesentlich gleich gebaut“, und auf Seite 255 wird die kontraktile Substanz der Zelle in den Bezeichnungen Plasma, Protoplasma, Sarcode zusammengefaßt. Max Schultze darf somit nicht als der erste gelten, der für die Übereinstimmung der tierischen Sarcode mit dem pflanzlichen Protoplasma eintrat. Doch war die Durchführung dieses Gedankens in seiner Abhandlung „Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen“ im Jahre 1863 eine solche, daß sein Vorschlag, die lebendige Grundsubstanz der Zelle fortan in beiden organischen Reichen Protoplasma zu nennen, allgemeine Geltung gewann.

Trotz dieser Erkenntnis gingen die Arbeiten der Histologen auf tierischen und pflanzlichen Gebieten zunächst noch ganz auseinander. In den Arbeiten auch der namhaftesten Botaniker, die sich mit Zelluntersuchungen befaßten, sucht man vergeblich nach irgend einem Zitat, das sich auf tierische Objekte bezieht.

So kommt es, daß über „Zellbildung“ ganz verschiedene Vorstellungen in den beiden organischen Reichen zur Herrschaft gelangen konnten.

Im Tierreich galt, nachdem die an M. Schleiden anknüpfenden, von Th. Schwann entwickelten Anschauungen über „freie Entstehung“ der Zellen überwunden worden waren, die Vermehrung der Zellen durch Teilung als der einzig herrschende Vorgang. Dieser sollte nach dem besonders verbreiteten Remakschen Schema erfolgen, d. h. mit einer Teilung des länglich gewordenen Kerns durch eine mittlere Scheidewand beginnen und mit einer ebensolchen Hal-

bierung des Zellkörpers abschließen. Neubildung eines Zellkerns finde ich in den Handbüchern der tierischen Histologie aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts, so etwa dem Handbuch der Gewebelehre des Menschen von A. Kölliker, im wesentlichen nur für den ersten Kern des Keimes angegeben, nachdem der Kern der Eizelle, das „Keimbläschen“, bei der Befruchtung verschwunden sei.

In der von Wilhelm Hofmeister im Jahre 1867 veröffentlichten „Lehre von der Pflanzenzelle“, die wohl am vollkommensten den herrschenden botanischen Standpunkt der damaligen Zeit zum Ausdruck bringt, wird hingegen eine Neubildung der Kerne im Protoplasma als allgemeine Erscheinung hingestellt. „Die der Beobachtung zugänglichen frühesten Entwicklungszustände neu sich bildender Zellkerne“, hieß es da ¹⁾, „erscheinen als sphäroidische Tropfen oder Massen

durchsichtiger homogener Substanz, welche da, wo wenige neue Kerne in einer Zelle sich bilden, beim ersten Auftreten von dem definitiven Volumen sind, wo viele gleichzeitig in einer Zelle entstehen, einen geringeren Umfang haben, als diejenigen, welchen sie weiterhin durch Wachstum erreichen“. „Die Bildung ²⁾ des Zellkerns läßt sich auffassen als die Trennung der eiweißreichsten Teile des Protoplasmas von dessen übriger Substanz und

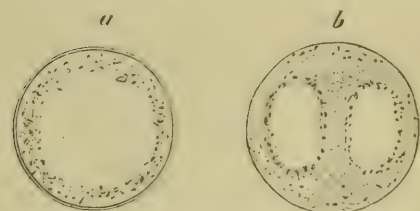


Fig. 1. Sporenmutterzellen von *Psilotum triquetrum* nach Hofmeister: Die Lehre von der Pflanzenzelle. *a* Eine Sporenmutterzelle, welche die Auflösung des primären Kerns zeigen soll. *b* Eine solche, welche die Neubildung der sekundären Kerne vorführt. Aus dem Jahre 1867.

als das Zusammentreten dieser Teile im Innern des Protoplasmas zu einem sphäroidischen Ballen oder Tropfen.“ Auch bei vegetativer Zellvermehrung wird der Kern der Mutterzelle erst aufgelöst, worauf die Kerne für die neuen Zellen entstehen.³⁾

Aus einem Bilde, in welchem W. Hofmeister die aufeinander folgenden Zustände der Teilung der Sporenmutterzellen der *Lycopodiacee Psilotum triquetrum* zur Darstellung bringt ⁴⁾, entnehme ich zwei Teilfiguren, um sie hier beizufügen. Die eine (Fig. 1, *a*) soll den Augenblick vergegenwärtigen, wo in der Sporenmutterzelle der primäre Kern aufgelöst wurde, von ihm somit nichts zu sehen ist, die andere (Fig. 1, *b*) zeigt die Neubildung der sekundären Kerne. Beide Teilfiguren rühren von Mutterzellen her, die in der Inhaltsflüssigkeit des Sporangiums, das sie barg, noch lebend untersucht wurden.

¹⁾ l. c. S. 79.

²⁾ l. c. S. 80.

³⁾ l. c. S. 81.

⁴⁾ l. c. S. 82. Fig. 16.

Der Zellteilung mit gleichzeitiger Ausbildung der Scheidewände, wie sie bei der Entstehung vegetativer Zellen von Pollen und Sporen sich abspielt, stellt Hofmeister als freie Zellbildung die Entstehung von Zellen im protoplasmatischen Zellinhalte gegenüber, so das Auftreten der „Keimbläschen und ihrer Gegenfüßler“, wobei „Keimbläschen“ hier in anderem Sinne als in der tierischen Histologie verwendet wurde, und nicht den Kern des Eies, sondern das Ei selbst bedeutete. Weiter bildeten Beispiele für freie Zellbildung das „Endosperm“, „Eiweiß der Coniferen“, Sporen der Flechten und Ascomyceten.

So war betreffs der Ontogenie der Zelle die Lage, als ich mich 1874 dem Zellenstudium zuwandte. Bestimmt wurde ich, es aufzunehmen durch den Gang meiner Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang der Coniferen und die Teilungsbilder der Kerne, die mir bei ihm entgegentraten. Die Auffälligkeit der bis dahin fast ausnahmslos verborgen gebliebenen Bilder war bedingt durch die Behandlung meines Untersuchungsmaterials. Ich hatte mich entschlossen, gegen die in der Botanik geltende Vorschrift, daß man den Zellinhalt nur lebend untersuchen dürfe, zu verfahren und die Eier der Coniferen mit Alkohol zu härten, damit sie sich schneiden und auch freilegen ließen. Innerhalb der aus den Eiern hergestellten Längsschnitte befanden sich solche, welche Zustände von Kernteilungen enthielten, im besonderen jenes bezeichnende Stadium, das den Kern in Gestalt einer Spindel uns vorführt.

Einzelne Teilungszustände der Kerne waren den Zoologen schon früher gelegentlich aufgefallen, weil sie Essigsäure zur Aufhellung der Präparate benutzten, diese aber den protoplasmatischen Zellinhalt fixiert und seine Bestandteile mit verschiedenem Lichtbrechungsvermögen gegeneinander abhebt. Im besonderen veröffentlichte A. Schneider¹⁾ im Jahre 1873 einige Figuren, die sich auf Kernteilungen in den Sommereiern des Plathelminthen *Mesostomum Ehrenbergii*, so auch auf die Ei- und Samenbildung desselben Tieres beziehen und von denen er auch angibt, daß sie Teilungszustände darstellen. Es sind vereinzelte Stadien soweit kenntlich, daß wir ihnen ihre Stellung im Teilungsvorgang jetzt anzuweisen vermögen, deren Zusammenhang und deren Bedeutung damals aber nur sehr unvollkommen ermittelt werden konnte. Schneider schildert das, was er beobachtet hat, folgendermaßen: Nachdem die Samenfäden in das Ei gedrungen sind, beginnt der Kern sich zu verändern. Seine Umrisse verschwinden scheinbar und es bleibt nur der Kernkörper sichtbar. Allein auf Essigsäurezusatz waren auch die Umrisse des Kernes

¹⁾ Untersuchungen über Plathelminthen, Vierzehnter Bericht der Oberhessischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde, 1873, S. 113.

sichtbar und zwar erschienen sie vielfach gespalten und verbogen. Endlich verschwindet auch der Nucleolus und der ganze Kern hat sich in einen Haufen feiner, lockig gekrümmter, nur auf Zusatz von Essigsäure sichtbar werdender Fäden verwandelt. An Stelle dieser dünnen Fäden treten endlich dicke Stränge auf (Fig. 2, *a*), zuerst unregelmäßig, dann zu einer Rosette angeordnet, welche in einer durch

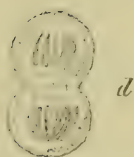
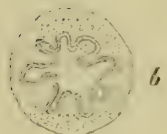
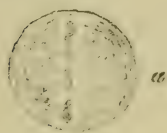


Fig. 2. Furchungsprozeß: *a* Erste Furchungskugel in der Vorbereitung zur Zweiteilung.

Kern strangförmig, äquatoriale Ansicht.

b Dieselbe polare Ansicht. *c* u. *d* Weitere Stadien der Zweiteilung.

Nach A. Schneider. 1873.

den Mittelpunkt der Kugel gehenden Ebene (Äquatorialebene) liegt (Fig. 2, *b*). Dem Anschein nach bilden diese Stränge den Umriß einer flachen, vielfach eingebuchteten Blase; indes überzeugt man sich bei genauer Ansicht, daß ihr Kontur an den inneren Winkeln der Zipfel vielfach unterbrochen ist.... Wenn die Zweiteilung beginnt, haben sich die Stränge vermehrt und so geordnet, daß ein Teil nach dem einen Pol, der andere nach dem anderen sich richtet (Fig. 2, *c*). Endlich schnürt sich das Ei ein und die Stränge treten in die Tochterzellen.... (Fig. 2, *d*). Wenn die Teilung weiter fortschreiten soll, macht jeder Kern von neuem dieselbe Veränderung durch. — Weiter fährt Schneider fort: Diese Beobachtungen geben uns einen schon längst erwünschten Aufschluß über die Zellteilung und besonders den Furchungsprozeß. Sie zeigen uns zum erstenmal deutlich, welche umständliche Metamorphose der Kern (das Keimbläschen) bei der Zellteilung eingehen kann. Diese Metamorphose ist offenbar nicht bei jeder Zellteilung notwendig, aber sehr wahrscheinlich tritt sie immer dann ein, wenn der Kern scheinbar verschwindet.... „Daß man überhaupt zwei Arten der Zellteilung unterscheiden muß, eine solche, bei der der Kern während der Teilung eine Metamorphose eingeht, und eine solche, bei der der Kern seine Gestalt beibehält, wird sich in den folgenden Abschnitten bei der Bildung von Samen und

Eiern zeigen.“ In den angekündigten Abschnitten kommen dann Kerne in Behandlung, die sich wie jene bei der Zweiteilung des Eies verhalten, andere kugelförmig granuliert, mit Nucleolus versehene, die sich allem Anschein nach durch Einschnürung vermehren, außerdem Übergänge zwischen beiden.¹⁾ Weiter gibt A. Schneider noch

¹⁾ l. c. S. 116 u. 117.

an, daß bei *Mesostomum* auch am entwickelten Tier die „eigenartige Kernteilung“ sich findet und er führt in einer Anmerkung aus, der Geschlechtsapparat entwickle sich aus einem Haufen Zellen mit granuliertem Kern, deren Vermehrung in derselben Weise wie beim Furchungsprozeß erfolgt. Ebenso könne man diese Vermehrungsweise an jungen Dotterstücken sehen.¹⁾

Ich hielt es für nötig, das, was A. Schneider gesehen und geschildert hat, hier ausführlich wiederzugeben, damit ihm fortan in historischen Rückblicken der richtige Platz im Entwicklungsgang unserer jetzigen Zellenlehre angewiesen werde.

Als ich im Jahre 1874 meine Zellenstudien in Angriff nahm, wurden diese jedenfalls nicht veranlaßt durch die in älteren Werken schon verstreuten Angaben und vereinzelter Kernteilungsbilder, sondern durch meine eigene vorausgegangene Arbeit. Die Aufgabe als solche entwickelte sich für mich aus dem Bedürfnis, ein Verständnis jenen zahlreichen Teilungsbildern der Kerne abzugewinnen, die ich in den Eiern der Coniferen vor Augen hatte (Fig. 3). Es drängte sich mir der Gedanke auf, daß hier ein Problem von allgemeiner Bedeutung zu lösen sei. Ich verschob daher das weitere Verfolgen der Befruchtungsvorgänge bei den Coniferen für spätere Zeit, um mich diesen Teilungsbildern ganz zu widmen. Aus dem begrenzten Gebiet der Coniferenstudien erwuchs mir so die umfassende Aufgabe, die zur Entstehung meines Buches „Über Zellbildung und Zellteilung“ führte.

Ich dehnte meine Beobachtungen über das gesamte Gebiet des Pflanzenreichs aus und wagte es dann auch sogar, mit meiner Arbeit auch auf das tierische Gebiet hinüberzugreifen.

Die Untersuchungen nahmen demgemäß über ein volles Jahr in Anspruch und konnte ihre Veröffentlichung erst im Mai 1875 erfolgen.



Fig. 3. *Picea vulgaris*. *a* Scheitel des Eies im optischen Durchschnitt, 2 Kerne zeigend. *b* Teilungsvorbereitungen in den Kernen der vierzelligen Keimanlage im oberen Eiende.

Nach E. Strasburger, 1875.

¹⁾ l. c. S. 115.

Inzwischen hatten auch andere Forscher ähnliche Aufgaben, wenn auch mit begrenzterer Fragestellung, in Angriff genommen.

Ende November 1874 erschien das zweite Heft der organologischen Studien von Leopold Auerbach, das zwar auch „über Neubildung und Vermehrung der Zellkerne“ handelte, die Ergebnisse meiner Untersuchungen aber nur wenig berührte. Denn die eigentlichen Vorgänge der Kernteilung waren Auerbach verborgen geblieben, und während meine Arbeit zur Annahme einer einheitlichen Fortpflanzungsart der Zellkerne im organischen Reich drängte, glaubte Auerbach sie auf sehr verschiedene Vorgänge zurückführen zu müssen. Als Hauptaufgabe seiner Abhandlung erstrebte er den Nachweis ¹⁾ „daß es in verschiedenen Fällen . . . mannigfache, nicht bloß formell, sondern wesentlich verschiedene Prozeduren sind, welche die Vermehrung der Kerne vermitteln. Das Gemeinschaftliche ist nur das, daß innerhalb eines gegebenen protoplasmatischen Substrats die Vermehrung erfolgt“.

Am 1. Januar 1875 begannen in der Botanischen Zeitung „Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle“ zu erscheinen, in welchen J. Tschistiakoff „Kurze Notizen und vorläufige Mitteilungen über die Entwicklung der Sporen und des Pollens“ bringen wollte. Die der Abhandlung beigefügte Doppeltafel führte unter vielen anderen ganz unzutreffenden Darstellungen drei Figuren ²⁾ vor, welche dafür zeugten, daß dem Beobachter wirklich auch Kernspindeln zu Gesicht gekommen sein mußten. Seine Beschreibungen der Teilungsvorgänge in Sporen- und Pollenmutterzellen blieben mir, trotzdem ich mich eben erst mit deren Untersuchung eingehend befaßt hatte, unverständlich und nicht anders erging es E. Russow ³⁾, der sich nicht auf das Studium des Aufsatzes in der Botanischen Zeitung beschränkt hatte, vielmehr auch eine russische, zuvor schon von Tschistiakoff veröffentlichte Abhandlung über denselben Gegenstand ⁴⁾ zum Vergleich heranzog. Denjenigen, welche den Beginn der jetzigen Zellforschung mit auf Tschistiakoff zurückführen, wäre jedenfalls zu empfehlen, daß sie einmal versuchen, seine Abhandlung zu lesen. Tschistiakoff stellte seine Beobachtungen in etwa 5 bis 10 Proz., unter Umständen auch in stärkeren Kali-Alaunlösungen an, deren Vorzüge er für solche Studien rühmt. Er gibt an, daß ihm zur Beobachtung der Erscheinungen in allen ihren Phasen „durchweg ein einziges Zellenexemplar“

¹⁾ l. c. S. 179.

²⁾ l. c. Taf. I, Fig. XX, XXIV und XXIX.

³⁾ Einige Bemerkungen zu den „Beiträgen zur Physiologie der Pflanzenzelle“ des Herrn J. Tschistiakoff in Nr. 1, 2 und 3 der Botanischen Zeitung 1875. Bot. Ztg., 1875, S. 329.

⁴⁾ Entwicklungsgeschichte der Sporangien und Sporen der höheren Kryptogamen. Memoiren der Gesellschaft von Freunden der Naturwiss. zu Moskau. 1871.

diente und verweist dabei auf seine Figuren.¹⁾ Das steht, wie Russow bemerkt²⁾, in direktem Widerspruch mit der Tafelerklärung in der russischen Abhandlung, wie denn Russow sich auch schon veranlaßt sieht, vor den Beobachtungsmethoden und Angaben Tschistiakoffs zu warnen.³⁾ Tatsächlich müssen ihm zum Teil noch lebende Zustände der Objekte vorgelegen haben, die wegen der dann herrschenden übereinstimmenden Lichtbrechungsverhältnisse im Zellinhalt kaum irgend welche Strukturen erkennen ließen; zum Teil waren es augenscheinlich im Absterben begriffene Zellen, die er vor sich hatte, Zellen, in welchen die gerinnenden Teile optisch unterscheidbar werden, endlich sah er bestimmte, sich häufiger einstellende Zersetzungsbilder. Das alles fügte er zu Entwicklungsreihen willkürlich aneinander.

Bereits W. Hofmeister hatte das, was später Kernplatte oder Äquatorialplatte in der Teilungsfigur der Kerne heißen sollte, gesehen und abgebildet.⁴⁾ Innerhalb der auf die Teilung der Sporenmutterzellen von *Psilotum triquetrum* sich beziehenden Bilderreihe, der ich zuvor schon zwei Figuren entnahm, werden die betreffenden Zustände als Gerinnungserscheinungen gedeutet. Es heißt von ihnen: „Die eiweißartige Flüssigkeit im Mittelraum ist zu unregelmäßigen Klumpen geronnen, die in der Äquatorialebene der Zelle zu einer plattenförmigen Anhäufung sich gruppieren.“

Die gleiche Erscheinung fiel Edmund Russow in den Sporenmutterzellen verschiedener Pteridophyten und noch ausgeprägter in den Pollenmutterzellen von *Lilium bulbiferum* auf.⁵⁾ Es wurden von ihm solche aus Körnchen, Stäbchen oder „wurmformigen Körperchen“ bestehenden Platten als Stäbchenplatten bezeichnet. Er hielt sie nicht für Artefakte, ja er wollte sie sogar in den Mutterzellen innerhalb unversehrter, sehr durchsichtiger Sporangien von *Polypodium vulgare* und von *Aspidium Filix mas* gesehen haben. „Aus dem Umstande, daß zur Zeit, wo Stäbchenplatten vorhanden, nie Kerne sichtbar sind, und daß, wie bei *Ophioglossum* und *Lilium bulbiferum* leicht zu beobachten, nach dem Auftreten der die Mutterzelle halbierenden Körnerplatte⁶⁾, zu beiden Seiten letzterer, wo sonst die Kerne vorhanden, je eine Stäbchenplatte von dem halben Durchmesser der primären Stäbchenplatte sichtbar ist, darf man wohl,“ so schreibt

¹⁾ Bot. Ztg., 1875, S. 7.

²⁾ Bot. Ztg., 1875, S. 334.

³⁾ l. c. S. 335.

⁴⁾ Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, S. 82, Fig. 16, d, e.

⁵⁾ Vergleichende Untersuchungen usw. der Leitbündel-Kryptogamen. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersbourg, Série VII Bd. XIX No. 1, 1872, S. 89 und Taf. VII, Fig. 121, 122, 123, 126, 132.

⁶⁾ l. c. S. 90.

E. Russow. „auf eine nahe Beziehung von Kern und Stäbchenplatte schließen, wenn nicht auf die Bildung letzterer aus ersterem“. E. Russow hat weniger Glück als A. Schneider und J. Tschistiakoff gehabt; man sieht ihn nicht unter den Begründern der jetzigen Zellenlehre figurieren, und doch sind seine Angaben, innerhalb des begrenzten Gebietes, mindestens ebenso korrekt, wie jene Schneiders und weit richtiger als die von Tschistiakoff.

Eine ganz andere Bedeutung als den anderen auf Kernteilung bezüglichen Untersuchungen, die veröffentlicht wurden, während ich der Arbeit an meinem Zellenbuche oblag, kam einer vorläufigen Mitteilung von O. Bütschli zu, die im März 1875 erschien.¹⁾ Bütschli hatte seine Beobachtungen an den Eiern verschiedener Nematoden, vornehmlich *Cucullanus elegans*, angestellt. Er sah den Kern dieser Eier schwinden, ohne daraus zu schließen, daß er sich mit dem umgebenden Protoplasma gemischt habe, und hierauf einen spindelförmigen Körper an dessen Stelle auftreten.²⁾ Dieser Körper zeigte sich deutlich längsfaserig und führte, in den frühesten Stadien seiner Erkennbarkeit, in jeder Faser im Äquator ein dunkles glänzendes Korn. Die Körner stellten zusammen einen Kreis dar, aus dem weiterhin zwei Körnerkreise hervorgingen, die in der Längsrichtung des spindelförmigen Körpers nach dessen Enden auseinanderrückten, bis sie schließlich nahe den Mittelpunkten der zukünftigen Furchungskugeln gelangt waren. Die beiden Körnerkreise erschienen durch Fasern verbunden, während von den spitz zulaufenden Enden der Spindel sich meist nichts mehr erkennen ließ. Die Furchung des Dotters vollzog sich senkrecht zur Achse der Fasern. Wenn die Bildung der Tochterkerne begann, war jede deutliche Spur der Körnerkreise und Fasern verschwunden, ohne daß ihr Schicksal sich hätte klarlegen lassen. — Bütschlis vorläufige Mitteilung erschien ohne Bilder, doch hatte Bütschli die Güte, mir solche zu senden und zu gestatten, daß ich sie nach freier Wahl in mein Zellenbuch aufnehmen. Sie waren mir von großem Wert, denn sie stützten in gewichtigster Weise meine Vorstellung, daß die Kernteilung sich in beiden organischen Reichen in übereinstimmender Weise vollziehe. Bütschlis Bilder waren nach Essigsäurepräparaten entworfen, ich konnte ihnen auch eigene tierische, auf die Furchung der Eier von *Phallusia mamillata* bezügliche hinzufügen, welche die Kernspindel und ihre Teilung nach Alkohollhärtung zeigten.

¹⁾ Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Diese Mitteilung ist vom Dezember 1874 datiert, sie erschien in der Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. XXV S. 201. Das Heft wurde am 1. März ausgegeben.

²⁾ l. c. S. 211.

Doch auch andere Erscheinungen am protoplasmatischen Zelleib, die weiterhin an Bedeutung gewinnen sollten, waren den Forschern nicht ganz entgangen, bevor die eigentliche neue Zellforschung in Fluß kam. Ich meine damit die strahligen Strukturen, welche tierische Eier während der Furchung zeigen. Der erste, der nach einer Erklärung dieser Erscheinung suchte, war im Jahre 1873 Hermann Fol.¹⁾ In dem befruchteten Geryonia-Ei sah er²⁾, nach dem Schwund des Keimbläschens, sich zwei „Protoplasmaanhäufungen“ bilden, „deren dicht angesammelte Körnchen zwei regelmäßige, sternförmige Figuren darstellen. Die Strahlen dieser Kerne werden durch die in geraden Linien aneinandergereihten Körnchen gebildet. Mehrere solche Linien reichen von einem Stern- oder Anziehungscentrum in einem Bogen zum anderen . . .“. „Das ganze Bild ist äußerst klar und deutlich und erinnert lebhaft an die Art und Weise, wie ausgestreuter Eisenstaub sich um die beiden Pole eines Magneten anordnet.“ Die Sterne rücken weiter auseinander, worauf die erste Furchung oder Zellteilung sich einstellt, senkrecht auf eine Linie, die man sich durch beide Sterne geführt denken muß.

In den schon einmal zitierten organologischen Studien schildert auch L. Auerbach³⁾ die Bildung von zwei „Sonnen“ in den zur Teilung sich anschickenden Eiern von *Ascaris nigrovenosa* und *Strongylus auricularis*. Sie sollen an den Enden des sich streckenden Kernes entstehen, der während ihrer Bildung schwindet. Von letzterem bleibt nur ein Spalt übrig, der die beiden Sonnen verbindet und mit ihnen zusammen die „karyolytische Figur“ bildet. Diese entstehe dadurch, daß der Kern untergehe, während der seine Hölle erfüllende Saft in das benachbarte Protoplasma eindringe und dabei die Dotterkörnchen verdränge.

In dem Cytoplasma sich teilender pflanzlicher Zellen treten die Strahlungen im allgemeinen weit schwächer als in tierischen Zellen hervor, nichtsdestoweniger fielen sie mir auch, gleich zu Beginn meiner Zellenstudien, auf. Das war bedingt durch den Umstand, daß gerade in den Eiern der Coniferen die Plasmastrahlungen und Kernteilungsfiguren mit einer Deutlichkeit sich einstellen, wie sie sonst bei höher organisierten Pflanzen nur selten vorkommt. Die Bilder, die ich vor Augen hatte und auf der zweiten Tafel meines Zellenbuches zur Darstellung brachte⁴⁾, erinnerten auch in ihrem Aussehen an magnetische Figuren, doch hatte ich Bedenken, den Vergleich weiter auszudehnen.

¹⁾ Die erste Entwicklung des Geryonideeneies. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaften, Bd. VII, 1873, S. 471.

²⁾ l. c. S. 475.

³⁾ l. c. S. 218.

⁴⁾ Fig. 23 a, 27.

Das allgemeine Ergebnis meiner Untersuchung konnte ich in meinem Zellenbuche dahin zusammenfassen¹⁾, daß die Kerne bei ihrer Teilung nicht aufgelöst werden, sich vielmehr strecken und spindelförmige Gestalt erhalten. Daß sie alsdann längsfaserigen Bau zeigen, im Äquator eine dichtere Platte aufweisen, die meist aus Stäbchen oder Körnern besteht. Ich nannte sie Kernplatte und stellte mir vor, sie entstünde aus Kernsubstanz, die von den beiden Polen der Spindel abgestoßen werde und sich im Äquator sammle. Weiter gab ich an, daß sich eine Spaltung der Kernplatte vollziehe und ihre beiden Hälften so auseinander weichen, als wenn sie sich gegenseitig abstoßen möchten. Zwischen den beiden Kernplattenhälften zurückbleibende Fäden ließ ich fälschlich aus der Substanz der Kernplatte hervorgehen und nannte sie daher Kernfäden. Richtig war dann aber wiederum die weitere Angabe, daß in pflanzlichen Zellen im Äquator jener Fäden eine Hautschichtplatte auftritt, der ich die noch heute fortbestehende Bezeichnung „Zellplatte“ gab. Diese Zellplatte spalte sich und scheide Zellhautstoff (ich schrieb Cellulose²⁾, was nicht ganz zutreffend war) in der Spaltungsfläche aus. Diese Substanz erhärte zu einer homogenen und einfachen Membran, die mit ihrem Rand an der innersten Schicht der Mutterzellwand ansetze. Es bliebe die Bildung der Zellplatte und die Ausscheidung der Membran ausschließlich auf die Trennungsfläche der beiden Schwesterzellen beschränkt.

So weit vermochte ich mich aber von der herrschenden Anschauung noch nicht zu befreien, um die freie Kernbildung ganz aufzugeben. In den Embryosäcken der Phanerogamen, den Eiern von Gymnospermen, den Asci der Ascomyceten, den bisherigen klassischen Objekten für freie Kernbildung, ließ ich die Kerne aus verdichtetem Protoplasma hervorgehen. Daher es mir auch keine Schwierigkeit bereitete, im Anschluß an ähnlich lautende Angaben von Bütschli³⁾ und Auerbach⁴⁾ den die Befruchtung vollziehenden Kern bei *Phallusia mamillata* als Verdichtung der Hautschicht des befruchteten Eies sich bilden zu lassen.

Meine Untersuchungen waren an Material durchgeführt, das ich zuvor in Alkohol gehärtet hatte. Doch unterließ ich es nicht, die Zulässigkeit der Ergebnisse am lebenden Objekt nachzuprüfen. Im besonderen dienten mir dazu Algen⁵⁾, deren Kerne und Zellen ihre Teilungsvorgänge unter mikroskopischer Kontrolle auszuführen vermögen. Bis dahin galt, wie schon einmal erwähnt wurde, überhaupt die Regel, daß am lebenden Objekt sich vollziehende Vorgänge im

¹⁾ l. c. S. 211.

²⁾ l. c. S. 213.

³⁾ l. c. S. 204.

⁴⁾ l. c. S. 203.

⁵⁾ l. c. S. 32.

lebenden Zustände studiert werden müßten. Dem Einwand, daß mir Artefakte vorlagen, hatte ich daher durch Heranziehung lebender Vergleichsobjekte von Anfang an zu begegnen gesucht und doch mußte A. de Bary auf dem internationalen botanischen Kongreß in Amsterdam 1877 mich gerade nach dieser Richtung hin noch besonders in Schutz nehmen.

Da ich meine Alkoholpräparate in ungefärbtem Zustande untersuchte, so trat in ihnen noch vieles bei weitem nicht so hervor, wie es für die eingehende Untersuchung erwünscht gewesen wäre. Immerhin zeigt eine Durchsicht der Tafeln meines Zellenbuches, daß ein bedeutender, fast unvermittelter Abstand die Darstellungen von den früheren trennt¹⁾, sie zum erstenmal über das gesamte Gebiet der Zellentstehungsvorgänge sich erstrecken und ein Bild schaffen, an das sich auch heute veröffentlichte Figuren noch anknüpfen lassen.

In Hinblick auf histologische Technik waren aber die auf tierischem Gebiet tätigen Forscher den auf pflanzlichem Gebiet arbeitenden voraus. Die Fixierung der Gewebe mit Alkohol, chromsauren Salzen, deren Färbung mit Karmin, hatte bei ihnen schon weite Verbreitung gefunden. Die Schwierigkeiten, auf die man bei der Untersuchung tierischer Gewebe von Anfang an gestoßen war, hatte das Bedürfnis nach solchen Hilfsmitteln der Forschung früher erweckt. Daraus sollte aber bei den neuen Zellstudien den Histologen dort alsbald ein Vorteil erwachsen.

Bereits im Dezember 1875 erschien der erste Teil der „Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung der tierischen Eier“, in welchen Oskar Hertwig²⁾ den Bau des Eierstockes, die Reifung des Eies, den Befruchtungsvorgang und die Eifurchung bei *Toxopneustes lividus* schildert. Das Untersuchungsmaterial war mit Osmiumsäure oder Chromsäure fixiert und mit Bealeschem Karmin gefärbt. Vor Beginn der Teilung³⁾ erschien der Kerninhalt homogen geronnen; bald darauf war die Kernspindel da. Ihre Enden ließen ein dunkel geronnenes Korn erkennen. Ein Sonderungsvorgang in der Kernmasse, ähnlich der Entstehung von Nukleolen, hat eine mittlere „Verdichtungszone“ in der Spindel erzeugt, die aus Fäden oder Stäbchen besteht, welche sich in Karmin dunkler färben und zu einer Scheibe angeordnet sind. Hierauf zeigen die Eier einen langen bandförmig aussehenden, etwas dunkler als die Umgebung sich

¹⁾ Man vergleiche sie mit den A. Schneiderschen, Tschistiakoffschen und Russowschen Bildern, also denen, die von den neueren Kernstrukturen bereits etwas zeigten.

²⁾ Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, 1875—1876, S. 347.

³⁾ l. c. S. 398.

färbenden Körper, der in einiger Entfernung von seinen Enden einen verdickten und dunkler gefärbten Abschnitt aus ebensolchen Stäbchen führt, wie zuvor die mittlere Verdichtungszone aufweist. Der bandförmige Körper endet mit einem dunklen scharf begrenzten Streifen, der, wie zuvor das Korn, die Mitte der Sonnen bildet, deren Strahlen auch am lebenden Objekt hervortreten. Die seitlichen Verdichtungszone des Bandes sind, so nimmt O. Hertwig an, aus der mittleren Verdichtungszone hervorgegangen und man trifft sie in verschiedener Entfernung von der Mitte an. An halb eingeschnürten Eiern erblickt man an Stelle der Stäbchen die seitlichen Verdichtungszone, größere oder kleinere Körner und aus ihrer Verschmelzung entstandene Tropfen, die weiterhin dem Kern der Tochterzelle den Ursprung geben.

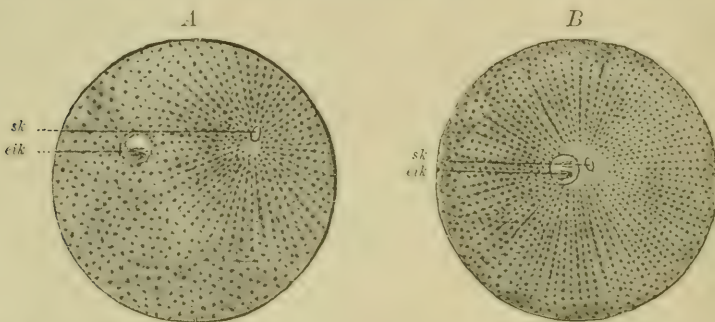


Fig. 4. Befruchtete Seeigeleier nach O. Hertwig, 1875. *sk* Spermakern, *eik* Eikern.

Diese Beschreibung stimmte mit meinen Schilderungen vielfach überein, doch waren neu die Angaben über das Korn, mit dem die Spindel, und über die Streifen, mit welchen hierauf das Band in den Mittelpunkt der Radiensysteme endigen. Eine Korrektur meiner Phallusia-Schilderung ist dann auch gegeben, da ich die entstehenden Tochterkerne in den Mittelpunkt der Sonnen verlegt hatte. Von prinzipieller Bedeutung war aber, daß O. Hertwig in derselben Arbeit die Befruchtungsvorgänge aufklärte¹⁾ und die älteren unzutreffenden Angaben über sie, darunter auch die meinigen, richtigstellte. O. Hertwig sah 5 bis 10 Minuten nach der Vermischung der Eier mit dem Sperma der Seeigel einen kleinen Körper, den er als Kern der Spermatozoiden deutet und Spermakern nennt, sich in der Peripherie des Eies mit Strahlung umgeben, dann nach der Mitte des Eies wandern und dort mit dem Eikern verschmelzen (vgl. Fig. 4). So gehe aus beiden der „Furchungskern“, der Kern der Keimanlage hervor.

¹⁾ l. c. S. 378.

Diese Angaben von O. Hertwig konnte ich in der zweiten Auflage meines Zellenbuches, die kein volles Jahr auf sich warten ließ ¹⁾, nur bestätigen.

In dieser zweiten Auflage des Zellenbuches hielt ich noch an dem Bestehen einer freien Kernbildung fest, dort wo ich sie für Pflanzen, in der ersten Auflage, geschildert hatte. Die Notwendigkeit einer Kontinuität des Kerns hatte ich in ihrer allgemeinen Tragweite somit noch nicht erkannt. Auch in der O. Hertwigschen 'Toxopneustes-Arbeit' heißt es in Betreff der tierischen „Keimbläschen“ noch ²⁾: „Zur Reifezeit der Eier geht in denselben das Keimbläschen als morphologisches Gebilde unter.“ Doch wollte O. Hertwig andererseits auch nicht annehmen, daß der endgültige Kern des Eies, den er Eikern nennt, sich neubilde, er meint vielmehr, daß er aus dem Keimfleck oder Nucleolus ³⁾ nach Auflösung des Keimbläschens hervorgehe.

Von der Vorstellung einer freien Kernbildung vermochte ich mich erst im Jahre 1879 vollständig zu befreien.⁴⁾ Im Jahre 1877 stellte ich zunächst fest ⁵⁾, daß, entgegen der allgemeinen Annahme, der Ei- und Gegenfüßlerinnen-Komplex im Embryosack der Angiospermen nicht der freien Kernbildung, sondern einer Kernteilung seine Entstehung verdankt.⁶⁾ Im Jahre 1879 ⁶⁾ gelang es mir dann auch, die Endosperm Bildung bei Gymnospermen und zahlreichen Angiospermen auf fortgesetzte, von einem einzigen Endospermkern ausgehende Kernteilung zurückzuführen. Diese Kernteilung vollzieht sich zunächst frei, d. h. ohne von Zellbildung begleitet zu sein, worauf diese durch Einschaltung zahlreicher Scheidewände erfolgt. Letzteren Vorgang hatte in einigen Fällen kurz zuvor schon Hegelmaier beobachtet, der im übrigen, wie andere Forscher zuvor, die Kerne frei entstehen ließ.⁷⁾ Nunmehr zeigte es sich mir, daß auch in den Eiern der Gymnospermen keine freie Kernbildung vorliege ⁸⁾ und ebenfalls nicht in den Asci der Ascomyceten.⁹⁾ So konnte ich denn bereits niederschreiben, daß ich: „Freie Kernbildung, als der Zellbildung vorausgehend, nirgends mehr anzugeben wüßte“.¹⁰⁾

Der fortschreitende Verlauf der wissenschaftlichen Arbeit führte somit zu dem Ergebnis, daß freie Kernteilung überhaupt nicht besteht,

¹⁾ Die Vorrede ist vom März 1876 datiert.

²⁾ l. c. S. 371.

³⁾ l. c. S. 350.

⁴⁾ Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zellteilung. Bot. Ztg., 1879, S. 265.

⁵⁾ Über Befruchtung und Zellteilung. S. 31.

⁶⁾ l. c. S. 266 ff.

⁷⁾ Vgl. Untersuchungen über Entwicklung dikotyledoner Keime.

⁸⁾ l. c. S. 271.

⁹⁾ l. c. S. 272.

¹⁰⁾ l. c. S. 273.

und das war insofern merkwürdig, als es gerade die freie Kernentstehung war, auf welcher, 40 Jahre zuvor, M. J. Schleiden und Theodor Schwann den ganzen Bau ihrer Gewebelehre aufgerichtet hatten.

In der zweiten Auflage meines Zellenbuches hatte ich über weitere Ergebnisse von Kernteilungsstudien, die wesentlich neues gefördert hätten, noch nicht zu berichten. Von Wert war es mir aber, daß einige Mitteilungen von O. Bütschli¹⁾ und von W. Mayzel²⁾ die Übereinstimmung der Kernteilungsvorgänge im Tier- und Pflanzenreich noch weiter bekräftigt hatten.

Auf einem neuen Gebiete, das noch immer dem Einwand ausgesetzt war, mit Artefakten zu operieren, konnte es uns willkommen sein, daß sich alsbald auch die Zahl der Beispiele mehrte, in welchen es möglich war, zum mindesten einen Teil der mit der Kernteilung verbundenen Sonderungsvorgänge am lebenden Objekt zu beobachten. W. Mayzel³⁾ konnte die vorgerückteren Stadien der Kernteilung im Epithel des Schwanzes einer Larve von Triton cristatus unmittelbar verfolgen. Dann kamen die Untersuchungen von M. Treub hinzu⁴⁾, der in den Suspensoren der Keime und den Integumenten der Samenanlagen von Orchideen Objekte fand, die den Einblick in die wichtigsten Vorgänge der Kern- und Zellteilung *intra vitam* gestatteten. Die Untersuchung wurde von Treub in 1 $\frac{1}{4}$ proz. Salpeterlösung ausgeführt, in der die aus dem Fruchtknoten befreiten Samenanlagen längere Zeit lebendig bleiben. Der sich zur Teilung anschickende Kern sonderte sich in grobkörnige Gebilde, welche in die Bildung der Kernplatte eingingen. Die Spaltung dieser Kernplatte und das Auseinanderweichen ihrer Hälften war sichtbar, hierauf das Auftreten einer Zellplatte im Äquator der Zelle innerhalb eines tonnenförmigen, die beiden Tochterkernanlagen verbindenden Körpers, dann die linsenförmige Ausbreitung dieses Körpers und die damit verbundene Vergrößerung der Zellplatte, bis zu dem Augenblick, wo sie die Mutterzellwandung erreicht hat. Scharf trat dann die Scheidewand in der Zellplatte auf, welche die Mutterzelle endgültig teilte. Statt dieser simultanen Teilung war aber auch eine *succedane* möglich, wo der tonnenförmige Körper mit der Zellplatte eine Seite der Mutterzellwand zunächst nur berührte, hier einen Teil der Scheidewand bildete

¹⁾ Weitere Mitteilung einiger Resultate von Studien über die Konjugation der Infusorien und die Zellteilung. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXV, 1875, S. 426.

²⁾ Über eigentümliche Vorgänge bei der Teilung der Kerne in Epithelialzellen. *Centralbl. f. med. Wiss.*, 1875, No. 50.

³⁾ Dalszy przyczynek do sprawy dzielenia się jąder komórkowych. *Gazeta Lekarska*, T. XXII, 1877, No. 26.

⁴⁾ Quelques recherches sur le rôle du noyan dans la division des cellules végétales. *Natuurk. Verh. der koninkl. Akademie*, Deel XIX. 1878.

und sich hierauf, samt den Tochterkernen, im Zellraum bewegte, um diese Scheidewand zu ergänzen. — Als bevorzugtes pflanzliches Objekt für unvermittelte Beobachtung kamen hierauf die in Entwicklung begriffenen Staubfadenhaare der Tradescantien hinzu. Auf meine Veranlassung studierte sie Axel N. Lundström im Jahre 1879¹⁾ im

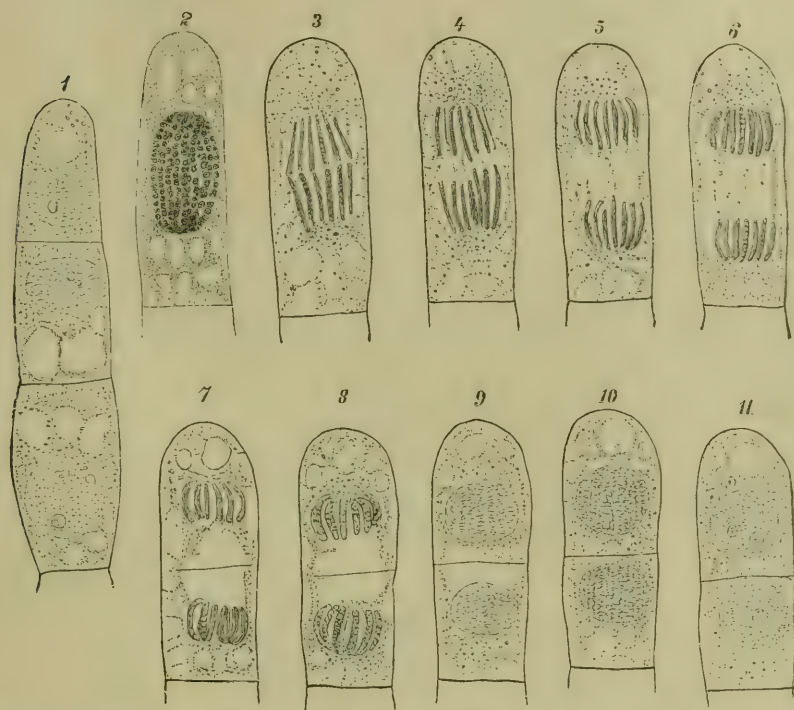


Fig. 5. *Tradescantia virginica*. Teilungsvorgänge in den Zellen der Staubfadenhaare. Fig. 1 mit einem ruhenden Kern in der unteren Zelle und einer eben geteilten oberen Zelle. Fig. 2 mit einem die grobkörnig schräge Streitung zeigenden Zellkerne. Fig. 3—11 aufeinanderfolgende Teilungsstadien in derselben Zelle verfolgt. 3 um 10 Uhr 10 Min.; 4 10 U. 20 M.; 5 10 U. 25 M.; 6 10 U. 30 M.; 7 10 U. 35 M.; 8 10 U. 40 M.; 9 10 U. 50 M.; 10 11 U. 10 M.; 11 11 U. 30 M. Vergr. 540. Nach E. Strasburger, Das bot. Praktikum, I. Aufl., 1884.

Jenenser botanischen Institut, ich selbst dehnte die Untersuchung alsbald aus, brachte entsprechende Bilder zur Veröffentlichung²⁾ (vgl. Fig. 5) und benutzte sie bis in die letzte Zeit hinein in der großen und kleinen Auflage meines botanischen Praktikums, um den Anfänger in das Studium der Kern- und Zellteilung einzuführen. Diese

¹⁾ Jakttagelser of celldelning på lefvande material. Botaniske Notiser, 1879. S. 113.

²⁾ Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl., 1880, S. 110 und Taf. VIII, Fig. 36—57.

Tradescantiahaare bildeten dann auch für J. Demoor¹⁾ das Hauptobjekt, an dem er den Einfluß verschiedener Gase auf die Kernteilung verfolgte, zu entsprechenden Zwecken wurden sie dann von P. Samassa²⁾, weiterhin von A. Nathansohn³⁾, ganz neuerdings von Frank M. Andrews⁴⁾ verwertet, an ihnen auch haben L. Matrchot und M. Molliard⁵⁾ den Einfluß der Kälte auf den Zellinhalt studiert.

Auch in der zweiten Auflage meines Zellenbuches hatte ich zunächst nur einer Arbeit von W. Flemming⁶⁾ zu erwähnen und zu berichten, daß Flemming, bald nach H. Fol, Doppelsonnen in den Furchungskugeln der Anodonten gesehen und sie für Anfänge neuer Kerne gehalten habe. Die alten Kerne sollten aufgelöst werden.

Als bald griff aber W. Flemming⁷⁾ in hervorragender Weise in das neue Zellenstudium ein. Nicht wenig kamen ihm dabei seine Erfahrungen in der mikroskopischen Technik zustatten, in der er auch weiterhin die bedeutendsten Fortschritte anbahnen sollte. Chromsäure- und Pikrinsäure-Fixierungen, mit Anilin- und Hämatoxylin-Färbungen und nachheriger Aufhellung mit ätherischem Öl verknüpft, lieferten ihm bei seinen Untersuchungen Bilder von einer Schärfe und Klarheit, wie sie bis dahin nicht gesehen worden waren. Das lehrt ohne weiteres ein Blick auf die Tafel XVII des ersten Aufsatzes seiner Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Für die Kern- und Zellteilung werden die folgenden Phasen hervorgehoben⁸⁾: Erste Phase. Entstehung eines feinfädigen Korbgerüsts mit enggewundenen Fäden. Es wird hierbei die sämtliche tingierbare Substanz, auch die in den Nukleolen und der Membran enthaltene, allmählich in das Kerngerüst eingezogen, welches dadurch wächst, sich zunächst verfeinert und unter Schlingelung seiner Bälkchen sich gleichmäßig durch den Kernraum ausdehnt, also eine so völlige morphologische Umwandlung erleidet, daß man es mit dem Gerüst des

¹⁾ Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Archives de Biologie, Bd. XIII, 1894, S. 27.

²⁾ Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia usw. Verh. d. naturhist. med. Ver. in Heidelberg, N. F., Bd. VI, 1898, S. 1.

³⁾ Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrbücher f. wissensch. Botan., Bd. XXXV, 1900, p. 69.

⁴⁾ The Effect of Gases on Nuclear Division. Ann. of Bot., Bd. XIX, 1905, S. 521.

⁵⁾ Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales. Revue générale de Botanique, Bd. XIV, 1902, S. 463.

⁶⁾ Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, 1874, S. 258.

⁷⁾ Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVI, 1879, S. 302.

⁸⁾ l. c. S. 364 ff.

Ruhezustandes nicht mehr vergleichen kann. In dieser Zeit geht der Zelleib sowie der Kern aus der flachen in eine mehr gerundete Form über. Im Innern der Zelle haben sich die Körnchen in zwei Gruppen geordnet, die sich um die Endpunkte der großen Kernachse sammeln. Unter günstigen Verhältnissen war eine radiäre Anordnung der Körnchen zu sehen. — Zweite Phase. Lockere Knäuelform oder Korbform des Mutterkerns. Die ganze Kernsubstanz bildet ein Gerüst gleichdicker, geschlängelter Fäden. Die Zwischensubstanz nimmt

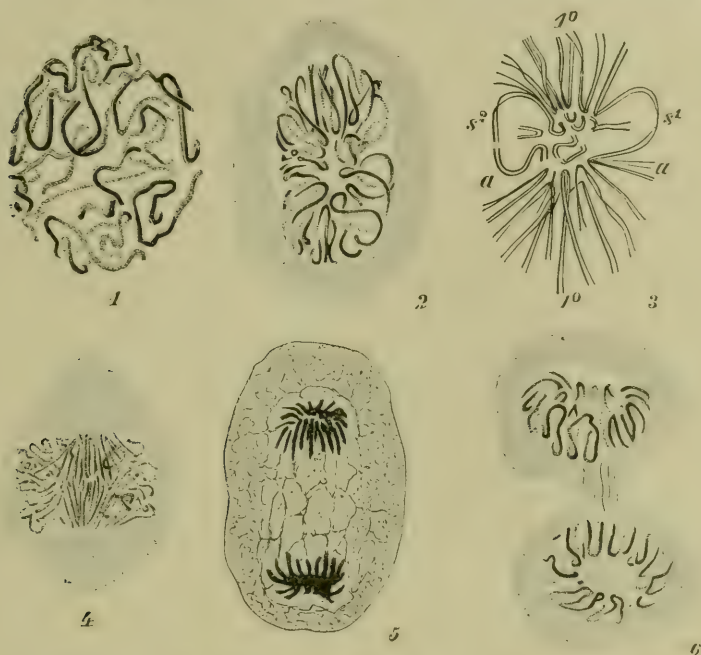


Fig. 6. Teilungsbilder von Epithelkernen nach W. Flemming. Fig. 1 Kranzform. Fig. 2 Sternfigur. Fig. 3 Doppelstrahliger Stern. Eine der peripheren Schlingen s^2 ist eben zertrennt, eine andere s^1 hängt noch; zeigt das Hervorgehen des Sterns aus der Kranzphase. p^0 polare, a äquatoriale Strahlen. Fig. 4 Äquatorialplatte schon von Tonnenform. Fig. 5 Knäuelform der Kerne. Fig. 6 Kranzform der Tochterkerne.

keine Spur von Färbung mehr an und feinkörnige Massen gibt es nicht mehr. Die Kernmasse ist nicht mehr scharf gegen das Plasma abgegrenzt, eine helle Zone hat sich um die Kernfigur gebildet und ist kein Artefakt, weil auch im lebenden Zustande zu sehen. — Dritte Phase. Sternform des Mutterkerns. Die Fäden lagern sich langsam um und wird durch Vermittlung einer Kranzform (1 in Fig. 6) eine Sternform (2 in Fig. 6) erreicht. In der Mitte der Sternfigur bleibt in einigen Fällen ein deutliches freies, helles Feld erkennbar. Eine dizentrische Gruppierung läßt sich alsbald in der Sternform unterscheiden (3 in Fig. 6). In einzelnen Fällen finden sich sogar wahre

Doppelsterne mit völlig getrennten Centren. Die Fäden fangen schon innerhalb dieser Phase an, sich der Länge nach zu halbieren. Die Hälften liegen dann zunächst fast genau parallel zueinander und rücken erst des weiteren auseinander, so einen feinstrahligen Stern bildend. Die Sternfigur hat nämlich langen Bestand, aber sie ändert dabei ihre Form in langsam ablaufenden Perioden. — Vierte Phase. Äquatorialplatte (4 in Fig. 6). Tritt rasch auf und geht rasch vorüber. Die Elemente aufangs etwas geschlängelt, aber bald mehr und mehr parallel zur Teilungsachse gestreckt, füllen miteinander den Raum einer dicken Platte aus. Dieses Stadium läßt sich mit der Kernspindel vergleichen, hier ist aber die Kontinuität von einem Pol zum anderen nicht vorhanden und die Verdickung im Äquator fehlt. Hingegen endigen die Fäden frei in der Mitte der Figur. — Fünfte Phase. Trennung der Kernfigur. Die beiden Hälften, deren gegenseitige Abgrenzung im vorigen Stadium schon vollzogen war, rücken auseinander (5 in Fig. 6). Zwischen denselben findet man aber keine zur Kernsubstanz gehörenden Verbindungsfäden. Das Protoplasma zwischen den Kernhälften ist ebenso gleichartig fein granuliert oder netzartig wie in der Peripherie, oder man sieht hier häufig eine längliche hellere Partie, die von unregelmäßig verästelten Strängen durchzogen ist. Die Stränge hängen wohl mit den Kernhälften zusammen, zeigen aber bei Färbung nicht die Spur der intensiven Färbung der letzteren, sondern dieselben Nuancen wie das Plasma der Zelle. — Sechste Phase. Sternform der Tochterkerne. Die Fäden der zwei Kernhälften klappen an der Äquatorialseite immer mehr auseinander, so daß schließlich die Figur eines flachgedrückten Sterns entsteht. Schon jetzt tritt häufig an einer Seite des Zellkörpers die Einschnürungsmarke auf. — Siebente Phase. Kranzform und Knäuelform der Tochterkerne (6 in Fig. 6). Unter sehr langsamer Formveränderung und Vertiefung der Polseite bilden sich die Körbe aus. In dieser Phase teilt sich die Zelle. Die Marke greift auch um die andere Seite der Zelle, der Äquator wird mehr verdünnt und endlich abgeschnürt. Von einer Zellplatte ist nichts zu sehen. — Achte Phase. Gerüstform der Tochterkerne. Hiermit ist die Rückkehr derselben zum Ruhezustand gegeben. Der Kern erhält eine scharfe Abgrenzung gegen den Zellleib und die Zwischensubstanz der Fäden ist jetzt tingierbar. — „Das ist nach dem allen klar,“ schreibt Flemming¹⁾, „daß die Tochterkerne zunächst eine flachgedrückte Sternform haben und daß diese in die eines Sternes oder Kranzes mit gewundenen Fäden übergeht, welche in peripheren und zentralen Schlingen ineinander übergehen, daß hieraus ein Windungsknäuel entsteht und hieraus ein Gerüst mit Zwischensubstanz. Es ist ebenso klar, daß dies im ganzen, abgesehen

¹⁾ l. c. S. 391.

von den doppelstrahligen Sternen, die umgekehrte Formreihe ist, die der Mutterkern durchmachte“.

Als Objekt der Untersuchungen hatten vornehmlich die Epithelzellen der Flosse resp. der Kiemenblätter gut gefütterter Salamanderlarven gedient, die sich ja bereits des Rufes erfreuten, besonders geeignet für derartige Beobachtungen zu sein.

Auf Einzelheiten in Flemmings Angaben sah ich mich aber veranlaßt einzugehen, weil sie zeigen, wie tief Flemming in diese sofort einzudringen vermochte. Was seine Präparate leisteten, ergibt sich aus dem Umstand, daß an ihnen bereits die Längsspaltung der „Fäden“ scharf zu sehen war. Flemming stellte auch schon richtig fest, daß in dem auf diese Längsspaltung folgenden Stadium, das er als Stadium der Äquatorialplatte bezeichnete, die Fäden stets nur von etwa halber Dicke seien.¹⁾ Daß Flemming auf Grund dieser Wahrnehmung nicht auch bereits zur Vorstellung gelangte, daß die Längshälften eines jeden Fadens verschiedenen Tochterkernen zugeteilt werden, könnte heute fast auffällig erscheinen, bedächte man nicht, daß solche Gedanken erst reifen, wenn man auf dem Wege ist, sich ihrer Tragweite bewußt zu werden. Das Stadium, welches Flemming in seinen Objekten Äquatorialplatte nannte und in Hinblick auf die Anordnung der Fäden mit anderweitig beobachteten Kernspindeln bis zu einem bestimmten Grade verglich, stellte tatsächlich einen Zustand schon vollzogener Trennung der Längshälften der Kernfäden dar und zwar den Augenblick, in welchem diese Längshälften sich nur noch mit ihren Enden in der Äquatorialebene der Zelle berühren. Flemmings Sternfigur entsprach andererseits dem, was ich als Kernplatte bezeichnet hatte. — Das zur Fixierung und Färbung der Kernfäden vorzügliche Flemmingsche Verfahren hatte andererseits die Spindelfasern in den Präparaten überhaupt nicht sichtbar gemacht.

Doch bekam Flemming diese Spindelfasern bei der Fortsetzung seiner Zellstudien bald zu sehen. Er schildert sie in dem zweiten Teile seiner Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen²⁾, die 1880 erschienen ist, in einem besonderen Abschnitt.³⁾ Die aus feinen, nicht tingierten Fäden bestehende Figur sei zuweilen deutlich unterscheidbar, wenn auch immerhin sehr zart ausgebildet. Man bemerke sie an den Polen der Kernspindel, besonders bei den Hodenzellteilungen von Salamandra. Damit erkennt Flemming an, daß nur die Kernplattenelemente der auch feine Fasern führenden Kernspindeln jenen tingierbaren Kernfiguren, die er im

¹⁾ l. c. S. 380.

²⁾ Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVIII S. 151.

³⁾ l. c. S. 217.

ersten Teile seiner Beiträge beschrieben hatte, homolog seien, diese tingierbaren Kernfiguren von den feinen Kernfasern sich hingegen durchweg dadurch unterscheiden, daß sie sich tingieren lassen, die letzteren aber nicht. In demselben zweiten Teile seiner Beiträge schlägt Flemming vor, die ganze mit „Fadenmetamorphose“ verbundene Kernvermehrung, die er „indirekte Kernteilung“ zuvor genannt hatte, mit dem W. Schleicher¹⁾ entlehnten, doch weiter gefaßten Ausdruck „Karyokinesis“ zu belegen.²⁾ Zugleich möchte Flemming diejenige Substanz im Zellkern, die sich mit den als Kernfarbstoffe angewandten Mitteln tingiert, als Chromatin, von dem sich dabei nicht färbenden Achromatin unterscheiden.³⁾ Gegen die Bezeichnung Karyokinese war nichts einzuwenden; Chromatin und Achromatin hat man ebenfalls akzeptiert, ungeachtet diese Benennung auf ein Verhalten gestützt war, das mit dem Wesen der Dinge nichts zu tun hatte.

In dem zweiten Teile seiner Beiträge nahm Flemming auch die Untersuchung einiger pflanzlicher Objekte vor.⁴⁾ Er fixierte sie einerseits mit Alkohol, um sie dann mit Alaunkarmin zu färben, andererseits nahm er die Fixierungen mit Chromsäure und Pikrinsäure vor, wobei die Pflanzenteile angeschnitten in das Reagens gelangten. Die Bilder, die Flemming von den sich teilenden Kernen aus dem Endosperm von *Nothoscordum fragrans* und *Allium odorum*, auf Tafel VIII (2) seiner Arbeit, entwarf, sind entschieden besser wie alle meinigen, die ich bis dahin veröffentlicht hatte und auch wie die meisten jener, welche die um die gleiche Zeit, für die dritte Auflage meines Zellenbuches, vom Lithographen bereits fertiggestellten Tafeln aufwiesen. Eine der Flemmingschen Figuren⁵⁾ zeigt sogar an einigen Kernfäden auch die typische Längsspaltung und zwar so deutlich, wie ich sie bei meiner Untersuchungsmethode in keinem Falle zu sehen bekommen hatte.

Die dritte Auflage meines Zellenbuches, deren Vorrede ich im Juni 1880 datieren konnte, hatte an Umfang gegen die zweite ganz bedeutend gewonnen. Sie brachte eine große Zahl neuer Tatsachen. In Hinblick auf die Teilungsbilder war sie aber gegen die Flemmingschen Leistungen zurückgeblieben. Die von ihm befolgte Methode der Untersuchung verlangte einen bedeutenden Zeitaufwand und damit auch die Einschränkung auf eine engere Aufgabe. Mein noch anhaltendes Bestreben, das Gesamtgebiet der Zellbildungsvorgänge in meinem Buche zu umfassen, verbunden mit dem Umstande, daß ich bei der Präparation der Objekte ausschließlich noch

1) Die Knorpel-Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVI, 1878, S. 261.

2) l. c. S. 157.

3) l. c. S. 158.

4) l. c. S. 176.

5) Taf. VIII (2), Fig. 21.

auf meine eigenen Kräfte angewiesen war; erschwerte mir das Betreten der neuen Untersuchungsbahnen. Ich blieb im wesentlichen bei der Alkoholfixierung, wandte in bestimmten Fällen Boraxkarmin oder Hämatoxylin an, um rasche Färbungen zu erzielen, auch 1proz. Osmiumsäure oder Chromsäure mit unmittelbar darauffolgender Färbung oder die eine gleichzeitige Fixierung und Färbung bewirkende 1proz. mit einem Anilinfarbstoff versetzte Essigsäure.

Die freie Kernbildung war aus der dritten Auflage meines Zellenbuches endgültig beseitigt und die Bildung von Kernen durch Teilung aus ihresgleichen für alle beobachteten Fälle erwiesen. Auch die Sporenmutterzellen von *Anthoceros* und die Makrosporenmutterzellen von *Isoetes*, bei welchen der direkte Augenschein für die Auflösung des Mutterzellkerns und die Neubildung der Tochterkerne zu entscheiden schien, mußten sich nun dem allgemeinen Gesetz fügen.¹⁾ — In sich teilenden Kernen ließ ich die Kernplatte jetzt aus der tingierbaren Substanz hervorgehen, einen Teil der nicht tingierbaren Spindelfasern an die Abschnitte dieser Kernplatte ansetzen, zum Teil von einem Spindelpol zum anderen verlaufen. Den Ursprung dieser Spindelfasern suchte ich in dem umgebenden Protoplasma²⁾, ihre Bildung sah ich an den Polen der Teilungsfigur beginnen und gegen den Äquator fortschreiten. Die Teilung der Kernplatte führte ich einerseits auf Durchschnürung ihrer einzelnen Abschnitte zurück, andererseits auch auf den Übergang ganzer Abschnitte in die eine oder die andere Tochterkernanlage. In solchen Kernplatten, deren Abschnitte in der Äquatorialebene lagen, nahm ich eine longitudinale Spaltung dieser Abschnitte und die Verteilung ihrer Längshälften auf die Tochterkerne an. Doch schien mir dieses Verhalten auf besondere Fälle beschränkt zu sein und damit entging mir auch seine Bedeutung.³⁾ — Meine älteren Angaben über das Wesen der zwischen den auseinanderweichenden Kernplattenhälften zurückbleibenden Fäden erfuhren jetzt eine Verbesserung. Ich erkannte sie als Spindelfasern und sah mich daher veranlaßt, sie nicht mehr Kernfäden, sondern Verbindungsfäden zu nennen.⁴⁾ Zutreffend war jetzt auch meine Angabe, daß bei Anlage der Tochterkerne die meist stäbchenförmigen Abschnitte der geteilten Kernplatte sich an ihren Polenden vereinigen,

¹⁾ l. c. S. 161, 168.

²⁾ Ähnliches für tierische Eier hatte H. Fol zunächst auch behauptet, später aber zurückgenommen. *Compt. rend. de l'Acad. Paris* 1876, S. 667; *Archives de zool. exp.*, B. V, 1878, Sond.-Abz. S. 8, und *Mém. de la soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, Bd. XXVI, 1879, S. 183. Die gleiche Angabe machte Bobretzky. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIII, 1877, S. 95.

³⁾ l. c. S. 331.

⁴⁾ Im Anschluß an H. Fol, *Recherches sur la Fécondation et le commencement de l'Hénogénie chez divers animaux*. *Mém. de la Soc. de Phys. et d'hist. nat. de Genève*, Bd. XXVI, 1879, S. 174.

hierauf der ganzen Länge nach aneinanderlegen¹⁾ und eine gemeinsame Wandung erhalten, welche hierauf von der Kernanlage sich abhebt. — Die Zahl der zwischen den Tochterkernanlagen zurückgebliebenen Verbindungsfäden sah ich durch Einschaltung neuer Fäden sich vermehren und so einen bikonvexen Körper entstehen, der in seiner Äquatorialebene bei typischer Zellteilung die Zellplatte bildete. Über die Natur dieser Zellplatte hatte ich mir in den beiden ersten Auflagen des Zellbuches, wo ich ihr Hautschichtnatur zusprach, eine richtigere Ansicht gebildet, als dies in der dritten Auflage geschah.

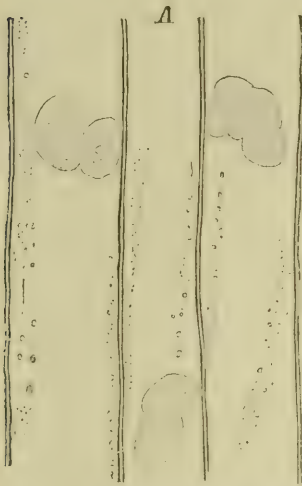


Fig. 7. Kerne älterer Zellen aus dem Stengel von *Tradescantia virginica* in direkter Teilung aus dem Bonner Lehrbuch.

Flemming stellte in dem zweiten Teil seiner Beiträge der indirekten oder karyokinetischen Kernteilung die „direkte“ gegenüber²⁾, äußerte aber Zweifel an ihrem Bestehen.³⁾ Ich selbst konnte mich hingegen, im Anschluß an Fr. Schmitz⁴⁾ und M. Treub⁵⁾, von dem Bestehen eines solchen Vorgangs überzeugen, fügte aber hinzu, daß er, soweit mir bekannt, in keinem Falle mit Zellteilung verknüpft sei⁶⁾ (vgl. Fig. 7).

Die Ausdehnung meiner Untersuchungen auch auf niedrigere Kryptogamen lehrte mich dort Fälle mit mehr oder weniger abweichendem Verhalten der sich teilenden Kerne kennen, die sich dem allgemeinen Schema trotzdem einfügen ließen. Von besonderer Wichtigkeit war die Feststellung der Tatsache, daß bei diesen Organismen Kern- und Zellteilung unter Umständen volle Un-

abhängigkeit voneinander aufweisen können. Schon bei *Spirogyra* wird die Kern- und Zellteilung zwar zu gleicher Zeit vollzogen, doch ohne daß die zwischen den Tochterkernen ausgespannten Verbindungsfäden an der Scheidewandbildung sich beteiligen. In jenen Algenzellen, deren Vielkernigkeit kurz zuvor Fr. Schmitz nachgewiesen hatte⁷⁾, spielen sich Kernteilung und Zellteilung sogar zu verschiedenen

¹⁾ l. c. S. 336.

²⁾ l. c. S. 154.

³⁾ l. c. S. 161.

⁴⁾ Stzber. d. niederrh. Gesellsch. 4. August 1879.

⁵⁾ Sur les cellules végétales à plusieurs noyaux. Arch. néerland., Bd. XV, 1880, und Notices sur les noyaux de cellules végétales. Arch. de Biolog., Bd. I, 1880, S. 393.

⁶⁾ l. c. S. 340.

⁷⁾ Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. Festschrift der Naturf. Gesellsch. zu Halle 1879, S. 32.

Zeiten ab; dasselbe gilt für die vielkernigen Pilzhyphe. So gelangte ich zu dem Ergebnis¹⁾, daß Kern- und Zellteilung zwei durchaus selbständige Vorgänge darstellen, die in einkernigen Zellen verbunden wurden, um jeder neuen Tochterzelle einen Kern zu sichern.

In der dritten Auflage meines Zellenbuches erkläre ich mich auch bereits für die Einzelligkeit der vielkernigen Zellen²⁾, indem ich in den von der Hautschicht umgrenzten Zelleib und nicht in die Kerne den Schwerpunkt für den Zellbegriff verlege. Auf diesem Standpunkt verharre ich auch noch heute.

Ich kam damit in Gegensatz zu J. Hanstein³⁾, der die vielkernigen Zellen als eine Vereinigung von Zellen (Monoplasten) zu Zellenleibern höherer Ordnung (Symplasten) auffaßte, ferner zu J. Sachs⁴⁾, der ausgehend von dem von ihm aufgestellten Begriff „Energide“, durch welchen er einzelne Zellkerne mit der von ihnen beherrschten Cytoplasmamenge zur lebendigen Einheit erhob, den vielkernigen Plasmaleib der Siphoneen und Phycomyceten für nicht-zellige, aus zahlreichen Energiden bestehende Organismen erklärte. Gegen die Sachssche Auffassung wendeten sich auch A. Zimmermann⁵⁾, W. Pfeffer⁶⁾ und G. Haberlandt.⁷⁾ Sie bezweifelten in Hinblick auf die Plasmaströmung und die Ortsbewegung der Kerne die Richtigkeit der Ansicht, daß einem Kern ein bestimmter Teil des Protoplasmas zugehöre und mit ihm somit eine besondere Energide bilde. Dagegen meint K. Goebel⁸⁾, ein Anhänger der Sachsschen Energidenlehre, die vom Zellkern beherrschte Protoplasmanmenge brauche nicht immer dieselbe zu sein, was nach A. Hansen⁹⁾, der die Energidenlehre einer eingehenden Kritik unterwarf, einen Widerspruch in sich birgt. „denn was bedeute das Wort ‚beherrschen‘ und die von J. Sachs zu dessen Erklärung herangezogene Flächenanziehung der Zellkerne, wenn diese Anziehung gar nicht zur Geltung komme“.¹⁰⁾

¹⁾ l. c. S. 359.

²⁾ l. c. S. 372.

³⁾ Das Protoplasma, 1887, S. 213, 214.

⁴⁾ Über einzellige Pflanzen. Sitz. d. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg 1878. Ferner: Physiolog. Notizen II, Beiträge zur Zellentheorie. a) Energiden und Zellen. Flora, Bd. 75, 1892, und Physiolog. Notizen IX, Weitere Betrachtungen über Energiden und Zellen. Flora, Bd. 81, Erg.-Bd., 1895, S. 405.

⁵⁾ Beihefte z. bot. Centralbl., Bd. III, 1893, S. 207.

⁶⁾ Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. 1, 1897, S. 51.

⁷⁾ Physiologische Pflanzenanatomie, III. Aufl., 1904, S. 58.

⁸⁾ Organographie der Pflanzen, 1898, S. 18.

⁹⁾ Zur Geschichte und Kritik des Zellenbegriffes in der Botanik. Gießen 1897. Ferner: Die Energidenlehre von Sachs. Biol. Centralbl., Bd. XVIII, 1898, S. 725.

¹⁰⁾ l. c. 1898, p. 729.

In seinen im Jahre 1880 erschienenen Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen¹⁾ wies Fr. Johow nach, daß die Fragmentation von Zellkernen in älteren Gewebezellen der Monocotylen eine verbreitete Erscheinung ist. Unter seinen Objekten befanden sich auch ältere Gewebeteile von *Tradescantia*, die ich hierauf als besonders günstiges Objekt des Studiums aufnahm und in Abbildungen (vgl. Fig. 7, S. 22) vorführte.²⁾ Die jungen Zellen derselben Pflanze zeigten die gewohnte, mit fadenförmigen Sonderungen verbundene indirekte Kernteilung, der die Zellteilung folgt³⁾; der direkten Teilung der Kerne in alternden Gewebezellen, die häufig nicht bis zu voller Trennung der unregelmäßig gestalteten und verschieden großen Abschnitte führt, schließt sich eine Zellteilung nicht an. — Fragmentationen der Kerne bei Dicotylen traf ich weit seltener und erst in recht alten Gewebezellen vor. Auch für die Suspensoren der Viciae-Keimlinge, in welchen F. Hegelmaier⁴⁾ kurz zuvor Kernfragmentationen beobachtet hatte, konnte ich feststellen, daß diese sich erst in älteren Zellen einstellen.⁵⁾ Nur die langen Internodien der Characeen boten ein Beispiel solcher Zellen dar, die schon frühzeitig, noch während sie im Längenwachstum begriffen sind, durch fortgesetzte Fragmentation die Zahl ihrer Kerne vermehren und trotzdem lebenskräftig bleiben. Doch auch in diesen Zellen wird eine solche Kernvermehrung von Zellteilung nicht begleitet; es vollzieht sich letztere vielmehr nur in Zellen, deren Kerne sich indirekt vermehren. Das stellte im besonderen dann auch noch Fr. Johow⁶⁾ in einer speziell den Zellkernen von *Chara foetida* gewidmeten Untersuchung fest.

Wichtiger war, als dies im ersten Augenblick wohl erschien, die vom 31. Dezember 1880 datierte, in dem siebenten Bande von Gegenbaurs morphologischem Jahrbuch veröffentlichte⁷⁾ Arbeit von Wilhelm Pfitzner „Über den feineren Bau der bei der Zellteilung auftretenden fadenförmigen Differenzierungen des Zellkerns“. Hier lagen auch zur Beobachtung Schnitte aus der Epidermis der Salamanderlarve vor, die bereits mit einem Thomasschen Mikrotom her-

¹⁾ Bonner Inauguraldissertation 1880.

²⁾ Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*. Bot. Ztg., 1880, S. 846, Taf. XII, Fig. 7—18.

³⁾ l. c. Taf. XII, Fig. 1—6.

⁴⁾ Über aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dicotyledonen-Keimträger. Bot. Ztg., 1880, S. 515.

⁵⁾ l. c. S. 851.

⁶⁾ Bot. Ztg., 1881, S. 729.

⁷⁾ l. c. S. 289.

gestellt waren und nur 0,005 mm Dicke maßen.¹⁾ Der Fixierung mit Chromsäure war außerdem bei diesen Präparaten eine Nachbehandlung mit 1proz. Goldchloridlösung gefolgt, worauf sie längere Zeit in 5proz. Ameisensäure im Lichte verweilten, dann, oder auch zuvor schon, mit Hämatoxylin bzw. Safranin gefärbt wurden, und so oder auch ungefärbt nach vollzogener Entwässerung und Aufhellung in Dammarlack zur Untersuchung gelangten. Da konnte denn Pfitzner feststellen, daß die einzelnen chromatischen Fäden der Kernfigur aus einer einfachen Reihe von Körnchen bestehen, und daß diese Reihe auf einem bestimmten Stadium sich verdoppelt (Fig. 8). Es stellte sich somit heraus, daß der Längsspaltung der Kernfäden ein Zerfallen der „Chromatinkugeln“ in je zwei vorausgeht. Diese Beobachtung schien Pfitzner²⁾ „nicht nur eine Erklärung der rätselhaften Erscheinung der Längsspaltung der Kernfäden zu geben, sondern auch einen besseren Einblick in die Mechanik des ganzen Kernteilungsprozesses zu versprechen“. „... denn hiernach spielt sich der ganze Vorgang, den wir als Zellteilung unter fadenförmiger Differenzierung des Kerns kennen gelernt haben, in letzter Instanz in den Chromatinkugeln ab.“ Bei guter Safraninfärbung von Goldpräparaten glaubte Pfitzner sich überzeugen zu können, daß die Chromatinkugeln durch eine ungefärbt bleibende Substanz zu einem Zylinder ergänzt werden.³⁾

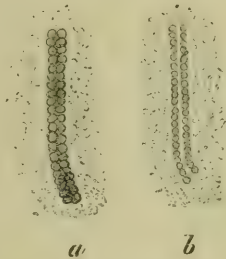


Fig. 8. Längsspaltung
des Kernfadens
nach W. Pfitzner.

Einzuschalten ist an dieser Stelle, daß E. G. Balbiani⁴⁾ im Jahre 1876 der Pariser Akademie eine Mitteilung vorlegte über die Teilung der Epithelialzellen eines Orthopteren, *Stenobothrus pratorum*, in welcher er angab, daß die Kerne dieser Zellen „statt gewöhnlicher Nukleolen eine große Menge kleiner Körnchen von übereinstimmender Größe enthalten, die wie Bakterien den Kernraum erfüllen“. Balbiani will nun gezeigt haben, daß diese Körnchen sich vereinigen, um die Kernfäden zu bilden, die während der Karyokinese zu sehen sind. Diese Fäden wären demgemäß nicht homogen, sie beständen vielmehr aus Körnchen, die in einer Reihe angeordnet sind. Da nach dem Erscheinen der Pfitznerschen Arbeit Balbiani⁵⁾ glaubte hervorheben zu müssen,

¹⁾ l. c. S. 292.

²⁾ l. c. S. 295.

³⁾ l. c. S. 309.

⁴⁾ Sur les phénomènes de la division du noyau cellulaire. Compt. rend. de l'Acad., Bd. 83, 1876, S. 831.

⁵⁾ Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz., 1881, No. 99.

daß er den von Pfitzner beobachteten Bau der Kernfäden schon beschrieben habe, so ging ich hier auf seine Angaben ein. Tatsächlich folgt aber aus seiner Schilderung, wie dem später veröffentlichten Bilde, daß es jedenfalls andere Dinge waren, die er bei seinen Objekten, die er frisch in Untersuchung nahm und die zu Beginn von Essigsäure- oder Chromsäureeinwirkung den geschilderten Anblick gewährten, zu sehen bekam. — So auch waren es andere Strukturen, die im April 1880 J. Baranetsky¹⁾ als spiralgigen Bau der Kernfäden im Kern sich teilender Pollenmutterzellen von *Tradescantia* beschrieb. Denn ihm lagen ziemlich vorgerückte Stadien der Kernteilung vor, weit ältere als jene, die den von Pfitzner beobachteten Bau der Kernfäden hätten aufweisen können.

Da ich zu der Überzeugung gelangt war, daß meine in der dritten Auflage des Zellbuches veröffentlichten Kernteilungsbilder gegen Flemmings Leistung zurückstanden, verlegte ich mich, mit Antritt meiner Bonner Stellung vor allem darauf, mir alle die auf tierischem Gebiet inzwischen vervollkommenen Untersuchungsmethoden anzueignen. Es geschah das in Verbindung mit Emil Henser, der schon in meinem Jenenser Institut Zellstudien obgelegen hatte. So kam im September 1882 im XXI. Bande des Archivs für mikroskopische Anatomie²⁾ die Veröffentlichung zustande: „Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung“. Hier kamen entsprechend fixierte und gefärbte Präparate zur Beobachtung und Abbildung und dementsprechend ist das Aussehen der dargestellten Figuren verändert.³⁾ In dieser Abhandlung entschloß ich mich zum erstenmal, unter der Bezeichnung „Protoplasma“ den ganzen lebendigen Zelleib zusammenzufassen, somit das Zellplasma, das ich Cytoplasma zu nennen vorschlug, den Zellkern und auch die nur den Pflanzen zukommenden Chromatophoren.⁴⁾ Dieser Vorschlag hat fast allgemeine Annahme gefunden. Ich kam nunmehr auch zu dem Ergebnis, daß die Kernwandung eine Hautschicht des umgebenden Cytoplasma ist.⁵⁾ In den Kernplatten der untersuchten Pollenmutterzellen fiel mir die konstante, oder annähernd konstante Zahl der Segmente auf, so 12 bei *Fritillaria*, *Lilium*, 8 bei *Alstroemeria*, 24 bei *Funkia*.⁶⁾ Auch entging mir nicht die ungleiche Größe der Elemente bei *Funkia Sieboldiana*. In den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* sah ich oft beim ersten Teilungsschritt mehr als

¹⁾ Die Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger *Tradescantien*. Bot. Ztg., 1880, S. 285 und Taf. V, Fig. 41.

²⁾ Auch separat erschienen.

³⁾ Taf. XXV—XXVII im gen. Archiv.

⁴⁾ l. c. S. 479.

⁵⁾ l. c. S. 469.

⁶⁾ l. c. S. 487, 494, 495.

zwei Zellen entstehen. Das geschah dadurch, daß einzelne Elemente der Kernplatte im Äquator der Spindel zurückblieben und dann zur Bildung entsprechend kleinerer Kerne verwertet wurden.¹⁾ Das schließliche Vorhandensein verschieden großer Pollenkörner, das schon Tangl²⁾ aufgefallen war, fand dadurch seine Erklärung. — In neuerer Zeit wurden durch H. O. Juel³⁾, mit Anwendung moderner

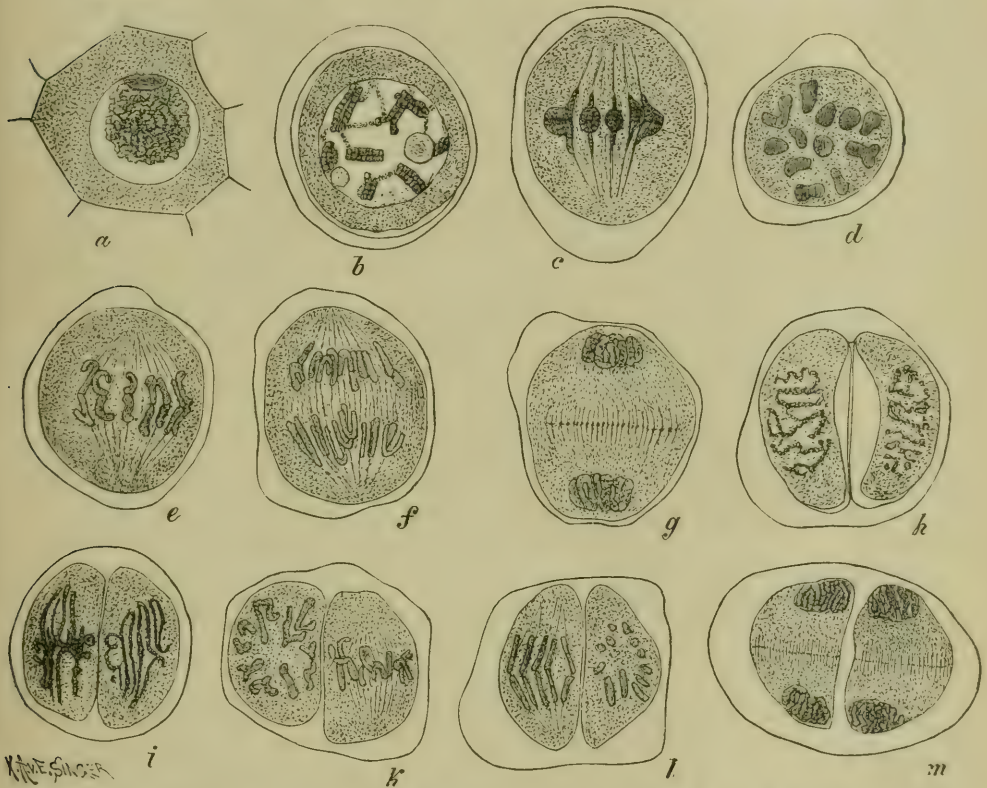


Fig. 9. *Fritillaria persica*. Teilung der Pollenmutterzellen. *a* Knäuelstadium; *b* die Segmente in Längsteilung begriffen; *c* die Kernspindel im Profil; *d* vom Pol aus gesehen; *e* Teilung der Kernplatte; *f* Auseinanderweichen der Tochtersegmente; *g* Bildung der Tochterknäuel und der Zellplatte; *h* Verlauf des Kernfadens in den Tochterkernen; *i* longitudinale Streckung und Schleifenbildung; *k* Kernspindel, rechts im Profil, links vom Pol aus gesehen; *l* Trennung der Tochtersegmente, links im Profil, rechts vom Pol aus gesehen; *m* Enkelknäuel, Bildung der Zellplatten. Vergr. 800.

Aus E. Strasburger, Das botan. Praktikum, I. Aufl., 1884, S. 600, Fig. 177.

¹⁾ l. c. S. 497.

²⁾ Die Kern- und Zellteilungen bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva*. Denkschr. d. math.-naturwiss. Kl. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. XLV, 1882, S. 65, 73.

³⁾ Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* und die bei denselben auftretenden Unregelmäßigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 205.

Mikrotechnik, diese meine Angaben bestätigt und entsprechend erweitert.

Der von Pfitzner beschriebene Bau der Kernfäden trat mir jetzt auch an meinen Objekten deutlich entgegen, in der Abwechslung dunklerer Scheiben und hellerer Verbindungsstücke.¹⁾ In manchen Fällen konnte ich die Abflachung der Kernfäden und die Verdoppelung der Chromatinscheiben konstatieren, meinte aber nicht, daß sie zu einer Längsspaltung des Kernfadens wirklich führen²⁾ (vgl. Fig. 9). Das, was mich hier auf den falschen Weg brachte, war der Umstand, daß ich meine Erfahrungen vornehmlich auf das Verhalten des ersten Teilungsschrittes der Pollenmutterzellen stützte. Da lagen aber besondere Verhältnisse vor, die weit später erst ihre Aufklärung finden sollten. Die Zeit, den Unterschied der typischen und heterotypischen Kernteilung zu erfassen, war noch nicht gekommen. An sich entsprachen aber die Bilder, die ich von den Teilungsvorgängen in den Pollenmutterzellen entwarf, insoweit schon der Wirklichkeit, daß eine Figur, die ich aus ihnen im Jahre 1884 für mein Botanisches Praktikum³⁾ zusammenstellte, mit geringen Änderungen bis 1897⁴⁾ verwertet werden konnte.

Das Gebiet seiner Erfahrungen faßte W. Flemming zusammen und erweiterte es in seinem Mitte Oktober 1882 datierten Buche über „Zellsubstanz, Kern und Zellteilung“. Die erste Hälfte dieses Werkes ist der Zellsubstanz und dem ruhenden Kern gewidmet, die zweite behandelt die Zellteilung, im besonderen aber die indirekte Kernteilung, die er auch Mitosis nennen möchte.⁵⁾ — Im Zelleib unterscheidet Flemming zwei verschiedene Substanzen, von denen die eine etwas stärker lichtbrechend und in Form von Fadenwerken angeordnet ist, die andere den bleibenden Raum ausfüllt.⁶⁾ Er möchte für die erstere die Bezeichnung Filar-, für die letztere Interfilarmasse vorschlagen.⁶⁾ Der Kern besteht, seiner Ansicht nach, aus einem netzwerkartigen Kerngerüst, aus Nukleolen und aus einer Zwischensubstanz, dem Kernsaft.⁷⁾ Von der Kernmembran läßt er noch dahingestellt, ob sie allen Kernen zukomme, ob sie zum Kern zu rechnen sei, oder als begrenzende Verdichtungsschicht der Zellsubstanz dessen Oberfläche umhülle.⁸⁾ — Über Kernteilung führt Flemming weiter

¹⁾ S. 7 und an anderen Orten.

²⁾ S. 600, Fig. 177.

³⁾ III. Aufl., S. 610, Fig. 216.

⁴⁾ I. c. S. 376.

⁵⁾ I. c. S. 58.

⁶⁾ I. c. S. 77.

⁷⁾ I. c. S. 99.

⁸⁾ I. c. S. 100.

die in seinen „Beiträgen“ schon vertretenen Ansichten aus und illustriert sie durch Bilder, die einen weiteren Fortschritt bedeuten. Als Fixierungsmittel zur Erlangung solcher Präparate wurde nunmehr auch schon jene Mischung von Chromsäure, Osmiumsäure und Eisessig verwendet, die weiterhin als „Flemmingsche Lösung“ sich einer allgemeinen Beliebtheit erfreuen und der Histologie so große Dienste erweisen sollte. Zur Färbung diente vornehmlich Hämatoxylin, Safranin und Naphthalin, wobei Flemming auf die Haltbarkeit der Safranintinktionen in Damarlackpräparaten hinwies. — Schöne Bilder der „Sternform der Kernfigur“ mit gespaltenen Kernfäden werden uns in dem Flemmingschen Buche aus den Endothelzellen der Salamanderlarve vorgeführt¹⁾; sie zeigen auch die „Körnelung“.²⁾ Mit letzterem Befunde bestätigt Flemming die Entdeckung Pfitznerns, allein mit gewissen Einschränkungen. Denn er führt im Texte aus³⁾, daß „die Körnchen in den Knäulfäden nicht regelrecht liegen, sondern ungleichmäßig“ und daß „schon bei feinfädigen Knäueln oft mehrere Körnchen in einem Querdurchmesser des Fadens vorkommen“. Den theoretischen Konstruktionen, welche Pfitzner an die Körnelung geknüpft hat, meint Flemming sich nicht anschließen zu können.⁴⁾ Die Längsspaltung der chromatischen Fäden beginnt, nach Flemming⁵⁾, so wie auch die Segmentierung, schon in der Knäuelform; er erblickt in ihr eine allgemeine Erscheinung⁶⁾ und übt eine ausführliche, in der Tat gerechtfertigte Kritik an meiner gegenteiligen Angabe aus.⁷⁾

Während ich die Spindelfasern der Kernteilungsfigur aus der umgebenden Zellsubstanz hervorgehen ließ, sucht Flemming ihren Ursprung in achromatischer Kernsubstanz.⁸⁾ Doch legt er keinen großen Nachdruck auf diesen Gegensatz, da er es für zulässig hält, „daß Substanz der zerlegten Kernmembran und sogar auch äußere Zellsubstanz mit in die Spindelfigur hineinbezogen werden.“⁹⁾

Dahingegen kündigte E. Zacharias in einer „Nachträglichen Anmerkung“ zu einem Aufsatz „Über die Spermatozoiden“ in der Botanischen Zeitung vom 23. Dezember 1881 an¹⁰⁾, daß es ihm gelungen sei, bei der Untersuchung der Kerne von Pollenmutterzellen im ruhenden Kern aus dem Nuklein eine Substanz nachzuweisen,

¹⁾ l. c. Taf. IIIb, Fig. 40.

²⁾ Fig. 41.

³⁾ l. c. S. 204.

⁴⁾ l. c. S. 206, auch S. 219.

⁵⁾ l. c. S. 215.

⁶⁾ l. c. S. 220.

⁷⁾ l. c. S. 311 ff.

⁸⁾ l. c. S. 194, 220 ff., auch 318—324.

⁹⁾ l. c. S. 341.

¹⁰⁾ l. c. S. 852.

welche in ihren Reaktionen mit den Spindelfasern übereinstimme. „Aus dieser Substanz und nicht aus dem Protoplasma der Zelle gehen die Spindelfasern hervor.“ Das wird dann in einem Aufsatz „Über den Zellkern“ in der Botanischen Zeitung 1882 näher begründet. Von den Nukleinkörpern, die Zacharias mikrochemisch in den ruhenden Kernen nachweist, möchte er die Kernplattenelemente, von dem „Plastin“ die Spindelfasern ableiten.¹⁾

Die Angaben, welche ich im Jahre 1877 über die Anlage des Embryosacks bei den Angiospermen und die Vorgänge, die sich in seinem Innern abspielen, gemacht hatte²⁾, veranlaßten fast unmittelbar darauf J. Vesque, sich mit derselben Aufgabe zu beschäftigen.³⁾ Er glaubte zu Ergebnissen zu gelangen, die sich mit den meinigen nur teilweise deckten. Ich trat alsbald für meine Angaben ein⁴⁾, worauf J. Vesque wiederum mit den entgegengesetzten Ansichten folgte.⁵⁾ Eine Bestätigung meiner Beobachtungen brachte hierauf eine Arbeit von Alfred Fischer⁶⁾ und bald nachher die Untersuchungen von L. Guignard⁷⁾, mit welchen dieser zunächst in das Gebiet der Embryosackforschung eintrat, um vom Beginne des Jahres 1884 an sich auch erfolgreich an den Problemen der Kernvermehrung zu beteiligen. In seiner Anfang 1884 in den Annales des Sciences naturelles⁸⁾ veröffentlichten Arbeit nimmt er bei dem ersten Teilungsschritt der Pollenmutterzellen zwar auch noch die Bildung der in die Kernplatten eintretenden Doppelstäbchen durch Zusammenlegung der beiden Schenkel eines sich in halber Länge umbiegenden Stäbchens an, das sich dann an der Umbiegungsstelle teilt und dessen Hälften je einem der beiden Spindelpole zuwandern⁹⁾, in den Endosperm-

¹⁾ l. c. S. 662.

²⁾ Über Befruchtung und Zellteilung, S. 29 ff.

³⁾ Développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. des Sc. nat. Bot., 6^e sér., Bd. VI, 1878, S. 237.

⁴⁾ Angiospermen und Gymnospermen. 1879.

⁵⁾ Nouvelles recherches sur le Développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. des Sc. nat. Bot., 6^e sér., Bd. VIII, 1879, S. 261.

⁶⁾ Zur Kenntnis der Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jenaer Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIV, 1880, S. 90.

⁷⁾ Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Revue des Sc. nat., 3^e sér., Bd. I. 1882.

⁸⁾ Recherches sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Ann. des Sc. nat. Bot., 6^e sér., Bd. XVII, 1, S. 5. — Tatsächlich hatte Guignard zuvor schon, und zwar im Jahre 1882, Kern- und Zellteilungen verfolgt und abgebildet in seinem Aufsatz: Recherches sur le Développement de l'Anthère et du Pollen des Orchidées. Ann. des Sc. nat. Bot., 6^e sér., Bd. XIV S. 26 und Taf. 2, doch ohne in die Einzelheiten des Vorgangs einzudringen.

⁹⁾ l. c. S. 11.

kernen der Embryosäcke sieht er aber die von Flemming geschilderte Längsspaltung sich vollziehen.¹⁾ Dieselbe Erscheinung tritt ihm in dem primären Kern der Embryosackanlage von *Lilium* entgegen, und an sie schließt er einige Sätze an, die weiterhin in die Diskussion hineingezogen werden sollten und welche lauten²⁾: „Die Segmente oder Stäbchen orientieren sich im Äquator“ . . . „und bilden um den Mittelpunkt einen vielstrahligen Stern. In der Spindel der Figur 108 (die den eben angeführten primären Embryosackkern darstellt) sind sie augenscheinlich im Begriff, eine longitudinale Verdoppelung zu erfahren und sich so in zwei Hälften zu trennen, die für je einen der beiden Tochterkerne bestimmt sind“. Weiter im Text wurde diese Angabe nicht nochmals hervorgehoben und sie blieb daher unbeachtet.

In den von Gustaf Retzius im Laufe des Jahres 1881 veröffentlichten „Studien über die Zellenteilung“³⁾, die für die Epithelzellen in der Haut der Larve von *Triton punctatus* die Flemmingschen Angaben der „Beiträge“ im wesentlichen bestätigten und in der Sternform der Teilungsfigur auch die Längsspaltung der Fäden schilderten, findet⁴⁾ sich im Anschluß an letztere Angabe folgende Bemerkung⁵⁾: „Durch die Annahme, daß sich die durch die Flemmingsche Längsspaltung der Fäden entstehenden feinen Fadenschleifen zu zwei solchen verschiedenen Gruppen anordneten, ließe sich einiges erklären; es liegen aber noch keine direkten Beweise dafür vor, daß die zwei Zwillingsfäden jedes Mutterfadens nach den beiden entgegengesetzten Centren sich trennen und ziehen lassen.“

In seinem Buche über Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung schrieb dann Flemming 1882 nieder⁶⁾: Man könnte daran denken, daß von den beiden Schwesterspaltstrahlen eines jeden Fadens der eine für den einen, der andere für den anderen Tochterkern bestimmt wäre. Einstweilen würde dies nicht zu beweisen und nicht zu widerlegen sein.

Die Frage war somit aufgeworfen und ist daher nicht zu verwundern, daß ihre Beantwortung annähernd gleichzeitig von mehreren Seiten her erfolgte. Mich selbst hatte der Umstand, daß ich mein Urteil besonders auf das Verhalten von Pollenmutterzellen stützte und die allgemeine Gültigkeit der Längsspaltung daher bezweifeln mußte, auf unrichtigen Weg gebracht. Doch sollten weiter dahin zielende Bemühungen nicht unterbleiben und Emil Heuser setzte

¹⁾ l. c. S. 24.

²⁾ l. c. S. 26.

³⁾ Biologische Untersuchungen, Jahrg. 1881, IX, S. 109.

⁴⁾ l. c. S. 116.

⁵⁾ l. c. S. 119.

⁶⁾ l. c. S. 235.

die Herstellung von Präparaten, nunmehr besonders aus der vegetativen Sphäre, fort. Da gelang es denn schließlich, dem Wandbeleg der Embryosäcke von *Fritillaria* Bilder abzugewinnen, welche nicht nur die Längsspaltung der Kernfäden, sondern die Verteilung der Längshälften auf die neu anzulegenden Tochterkerne deutlich vorführten. Heuser teilte mir diesen Befund mit, worauf ich ihn aufforderte, da er doch die betreffenden Präparate hergestellt hatte, das Ergebnis auch zu veröffentlichen. Die Herstellung des Manuskripts durch Heuser ließ länger auf sich warten. Schließlich lag es mir im Oktober 1883 zur Ansicht vor und am darauffolgenden 26. November konnte mir Heuser schreiben, daß er es der Redaktion des botanischen Centralblattes übersandt habe. Die Arbeit erschien im März 1884 unter dem Titel „Beobachtungen über Zellkernteilung“.¹⁾ So war denn jener exakte Modus der Kernfadenteilung auch bei pflanzlichen Objekten sichergestellt, auf dessen Bedeutung für die gleichmäßige Verteilung der Kernqualitäten W. Roux²⁾ unterdes als erster hingewiesen hatte. — In den Sitzungsberichten der Pariser Akademie vom 10. September 1883 hatte L. Guignard³⁾ angegeben, daß eine Längsspaltung der Kernsegmente bei den Pflanzen sich ähnlich derjenigen im Tierreich vollziehe und daß durch sie die Zahl der Segmente verdoppelt werde. Er fügte hinzu: „Jede Hälfte der Segmente, welche an der Bildung der beiden Tochterkerne sich beteiligen sollen, wendet das eine ihrer mehr oder weniger umgebogenen Enden, oder den Winkel, den ihre beiden Schenkel bilden, falls die Krümmung in der Mitte erfolgt, nach der Richtung der Pole, welche zwei neue Attraktionscentra darstellen, um welche die verdoppelten Segmente eine strahlige Anordnung annehmen.“ In seinem die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung behandelnden großen Werke⁴⁾ gab dann Eduard van Beneden, der mit Arbeiten über die Embryogenie des Kaninchens⁵⁾ und die Dicyemidenkeime⁶⁾ bereits in die Probleme der Zellforschung eingetreten war, für die Kernteilungen in den Ascaris-Eiern an, daß jedes primäre chromatische Segment sich der Länge nach, den Pfitznerschen Beobachtungen entsprechend, teile,

¹⁾ Bot. Centralbl., Bd. XVIII, 1884, S. 27, Taf. I u. II.

²⁾ Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. 1883.

³⁾ Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Comptes rendus, Bd. 97 S. 646.

⁴⁾ Recherches sur la Maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Das Werk trägt die Jahreszahl 1883, E. van Beneden gibt aber an, das erste Exemplar am 4. April 1884 Du Bois-Reymond eingehändigt zu haben.

⁵⁾ La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du dével. embryon. des mammifères. Bull. de l'Acad. roy. de Belg., 2^e sér., Bd. 40. 1875.

⁶⁾ Recherches sur les Dicyémides. Bull. de l'Acad. roy. de Belg., 2^e sér., Bd. 41 u. 42. 1876.

und daß es „eine Hälfte seiner Substanz jedem der beiden Tochterkerne liefere.“¹⁾ Diese Vorgänge stellen zweifellos, so meint er, eine der wichtigsten Tatsachen der Karyokinese vor. — Zu einem gleichen Ergebnis war unterdessen auch Moritz Nußbaum²⁾ bei demselben Objekt gelangt. In der Mitte der Kernspindel sich furchender Ascaris-Eier sieht er vier Fadenschleifen liegen. „Man ist gezwungen anzunehmen,“ gibt er an, „daß bei den weiteren Umbildungen die Fadenschenkel der Kernfigur der Länge nach gespalten werden und von der Mitte der Spindel meist an die Außenfläche und schließlich an die Pole derselben wandern. Für die Spaltung spricht die Dickenabnahme der Fäden, die in ursprünglicher Länge in der Vierzahl später an beiden Polen der Spindel gelagert sind“. — Endlich hat alsbald auch Carl Rabl³⁾ in einer wertvollen Arbeit „Über Zellteilung“ die gleichen Angaben über Längsspaltung der Kernschleifen und ihre Verteilung auf die Tochterkerne machen können. Er gibt an, zu diesem Ergebnis ebenfalls unabhängig gelangt zu sein, will aber keine Prioritätsansprüche daran knüpfen. — Überhaupt war eine Veranlassung zu Prioritätsauseinandersetzungen bei der Feststellung dieser Tatsache nicht angebracht, denn sie stellte nur eine bereits vorgesehene Phase der Fortentwicklung auf einem betretenen Gebiete dar. Dem Ergebnis der Forschung, das nunmehr sicher stand, kam aber in der Tat die größte Bedeutung zu. Mit Recht konnte W. Waldeyer somit behaupten⁴⁾, „daß dieser Fund wohl der bedeutendste sei, der in der neueren Zeit in Sachen der Karyokinesis gemacht wurde“.

Nach Abschluß seines Manuskripts sandte mir Emil Heuser alle von ihm hergestellten Präparate und ich verwertete diese, sowie andere, neu angefertigte, für den Aufsatz, den ich im April 1884 als „Kontroversen der indirekten Kernteilung“ veröffentlichte.⁵⁾ Diese Arbeit bestätigte nun ebenfalls die Längsspaltung der Kernsegmente und die Verteilung ihrer Längshälften auf die Tochterkerne. Das wurde zunächst für die Kerne der Embryosackbelege festgestellt, die oft wahre Musterkarten frei sich teilender Kerne in allen aufeinanderfolgenden Stadien vorführen (vgl. Fig. 10 und 11).⁶⁾ Weiter suchte ich den aus dem Verhalten der verschiedenen Objekte sich scheinbar ergebenden Widerspruch zu lösen, der mich zuvor an der richtigen

¹⁾ l. c. S. 328, 380.

²⁾ Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884, S. 173.

³⁾ Morphol. Jahrb., Bd. X, 1885, S. 275.

⁴⁾ Über Karyokinese, Vortrag gehalten im Verein für innere Medizin. Deutsche med. Wochenschr., No. 1 ff., 1886, Sonderabzug, S. 15.

⁵⁾ Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, S. 246.

⁶⁾ l. c. S. 246 ff.

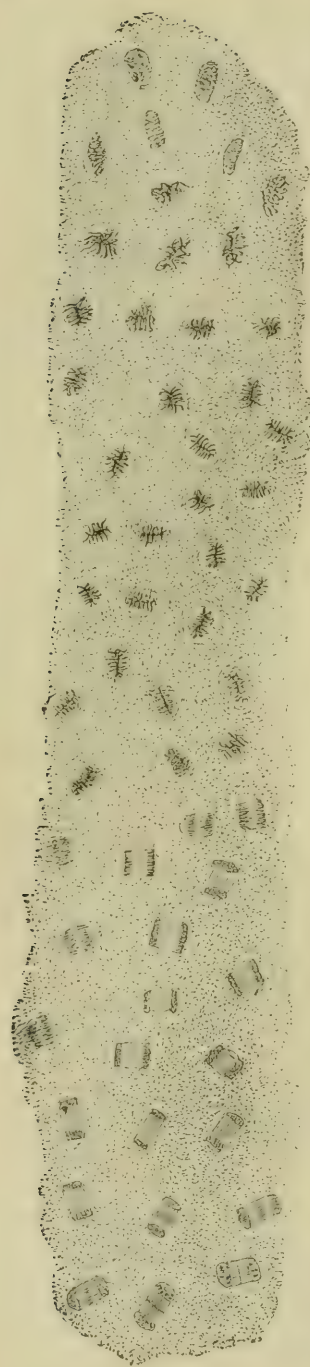


Fig. 10. *Eritillaria imperialis*. Protoplasmatischer Wandbeleg aus dem Embryosack. Ein Streifen, alle Phasen der Kernteilung zeigend. Aus E. Strasburger, Das botanische Praktikum, I. Aufl., 1884.

Einschätzung der Längsspaltungsvorgänge gehindert hatte, im besonderen das vermeintliche Zusammenklappen der Segmente, das in den primären Kernen der Pollenmutterzellen Doppelstäbchen schaffen sollte, damit in Einklang zu bringen. Ich meinte nun Längsspaltung der Segmente auch an dieser Stelle zu finden, ohne damit, wie sich später zeigen sollte, schon an das richtige Ziel gelangt zu sein.¹⁾ Hiervon abgesehen brachte mein Aufsatz eingehende Aufschlüsse über Umlagerungen und Biegungsänderungen der Tochtersegmente in der Metakinese. — In der Zusammenstellung der Befunde²⁾ ergab sich nunmehr eine weit größere Übereinstimmung mit Flemming, als sie bisher möglich erschien. Dieser Tatsache verlieh auch Flemming Ausdruck in seinem Referat in der Botanischen Zeitung³⁾: „in fast allen Punkten sei nun Übereinstimmung hergestellt, und der Verwertung und dem Fortschritt der Kenntnisse auf diesem Gebiet ein großer Dienst erwiesen.“

Damit war ein wichtiger Schritt auf dem Wege der neuen Zellforschung zurückgelegt. Eine karyokinetische Literatur, die beim Niederschreiben der ersten Auflage meines Zellenbuches so gut wie nicht existierte, hatte im Laufe von 9 Jahren mächtigen Umfang angenommen. Es wäre nicht möglich gewesen, über sie hier in aller Vollständigkeit zu berichten, ohne diesem Bericht eine Ausdehnung zu geben, die weit über die zulässigen Grenzen hinausginge. Ich

¹⁾ l. c. S. 271.

²⁾ l. c. S. 283.

³⁾ 1884, S. 298. Die Nummer ist vom 9. Mai.

faßte auch meine Aufgabe nicht so auf, als wenn ich an dieser Stelle über den Inhalt aller seit 1875 erschienenen cytologischen Arbeiten berichten sollte, vielmehr als einen historischen Überblick, der den Fortschritt auf dem neuen Gebiete in seinen Hauptzügen zu skizzieren habe. Der Zwang der Einschränkung mag es mit sich

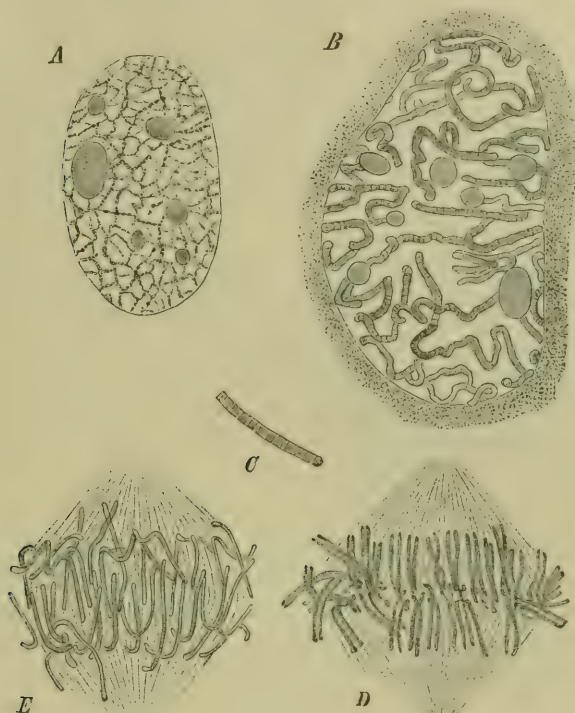


Fig. 11. *Fritillaria imperialis*. Ein ruhender Zellkern und Teilungsphasen der Zellkerne, dem freigelegten protoplasmatischen Wandbelege der Fig. 10 entnommen. A ein ruhender Zellkern. B ein dickfädiger, noch unsegmentierter Knäuel. C ein Stück dieses Kernfadens, stärker vergrößert. D eine Kernspindel mit längsgespaltenen Segmenten. E Die Trennung und Umlagerung der Schwestersegmente. A, B, D und E 800mal. C 1100mal vergr. Nach E. Strasburger. Das botan. Praktikum, I. Aufl., 1884, S. 607, Fig. 180 in Anordnung, wie sie in der II. Aufl., 1887, S. 579, Fig. 191 gegeben wurde.

gebracht haben, daß manche verdiente Arbeit übergangen oder nicht hinlänglich berücksichtigt wurde. Eine Absicht, sie herabzusetzen, war damit nicht verbunden. Wenn man dieser sonstigen Knappheit aber entgegenhalten wollte, daß ich Raum genug zur Berücksichtigung der eigenen Arbeiten fand, so möchte ich dagegen bemerken, daß ich auch deren Fehler nicht verschwiegen habe, und daß es mir besonders nahe lag, an ihren Vorzügen und Schwächen den schwierigen

Gang zu beleuchten, den die Forschung auf der neuen Bahn zurückzulegen hatte. — Wer es aber wünschen sollte, den vollen Einblick in die Literatur dieses Gebietes zu gewinnen, der wird seinen Zweck leicht erreichen, indem er die Literatur in der III. Auflage meines Zellenbuches S. 244, auch bei E. L. Mark¹⁾ und in Flemmings „Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung“ vergleicht.

Die weiteren Aufgaben, welche die Zellforschung im Jahre 1884 auf Grund ihrer bisherigen Ergebnisse stellte, waren etwa folgende:

1. Das schon Erforschte in seinen Einzelheiten weiter zu verfolgen und den Einblick in die Vorgänge zu vertiefen, womöglich auch die Ursachen der einzelnen Erscheinungen zu erkennen.
2. Den Gegensatz aufzuklären, der sich zwischen den karyokinetischen Bildern in den Gewebszellen einerseits, in den Sporen-, den Pollenmutterzellen, bei der Spermatogenese und der Eireifung andererseits geltend machte.
3. Die Befruchtungsvorgänge weiter zu studieren mit Rücksicht auf die an die Längsspaltung der Kernfäden anknüpfende Vorstellung über die Bedeutung der Kerne bei der Übertragung erblicher Eigenschaften.

Aus der Inangriffnahme dieser Aufgaben sollten alsbald auch weitere Gesichtspunkte sich ergeben.

Ein in mancher Beziehung tieferes Eindringen in die Zell- und Kernstrukturen bahnte zunächst die bereits zitierte Arbeit von Carl Rabl²⁾ schon an. Rabl erklärt, daß ihn bei seiner Untersuchung solche Präparate am meisten gefördert hätten, die mit Chrom-Ameisensäure und mit Platinchlorid behandelt³⁾, dann mit Hämatoxylin und Safranin gefärbt worden waren. In der Einzelschilderung geht Rabl zum erstenmal in eingehender Weise auf die Anordnung der Fäden ein, wie sie die Knäelform der Kernfigur aufweist. Er gelangt dazu, eine Polseite und Gegenpolseite am Kern zu unterscheiden⁴⁾ (Fig. 12). Bestimmt erklärt Rabl, daß nicht ein einziger Kernfaden, sondern eine größere Zahl solcher Fäden von Anfang an im Kern vertreten sei.⁵⁾ Diese Zahl bestimmt er bei seinem Objekt auf 24, hält es aber für wahrscheinlich, daß sie zunächst geringer sei und erst allmählich durch Querteilung diese Höhe erreiche.⁶⁾ Die Längsspaltung der

¹⁾ Maturation, Fecundation and Segmentation of *Limax campestris*. Bull. of the Mus. of comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge Mass., Bd. VI. 1881.

²⁾ Über Zellteilung. Morphol. Jahrb., Bd. X 1885, S. 214.

³⁾ l. c. S. 215, 216.

⁴⁾ l. c. S. 226.

⁵⁾ l. c. S. 227.

⁶⁾ l. c. S. 238.

Kernfäden ist am besten an Platinchloridpräparaten zu verfolgen, welche auch die Pfitznerschen Chromatinkugeln zeigen. Der zurzeit herrschenden Annahme, daß bei Anlage der Tochterkerne die Kernfäden mit ihren Enden verschmelzen, hält Rabl entgegen, daß er sich weder beim Salamander, noch beim Proteus davon mit Sicherheit habe überzeugen können. Eine solche Verschmelzung komme, wenn überhaupt, nur ganz ausnahmsweise vor.¹⁾

In einer bald darauf erschienenen Arbeit von L. Guignard²⁾ tritt vornehmlich die Längsspaltung der Kernfäden in den Vordergrund der Behandlung. Das Hauptobjekt der Untersuchung gaben die Kernteilungen in der Embryosackanlage von *Lilium* und in den Wandbelegen der Embryosäcke verschiedener Angiospermen ab, außerdem wurden noch Pollenmutterzellen und einige andere Objekte in den Kreis der Untersuchungen hineingezogen. Die Resultate gipfeln in der Übereinstimmung, die sich nunmehr in den Vorgängen der Kernteilung für das Tier- und Pflanzenreich ergeben habe. Daß die Teilung des primären Kerns im Embryosack von *Lilium* und in den Pollenmutterzellen anders als in den Wandbelegen der Embryosäcke und in Gewebszellen verläuft, wird nicht angegeben. Über eine auffällige Erscheinung berichtet Guignard im Embryosack von *Lilium*, daß nämlich von den beiden Tochterkernen, welche der Teilung des primären Mutterkerns ihre Entstehung verdanken, nur der obere Kern, wie zu erwarten 12, der untere hingegen eine größere Zahl von Kernsegmenten führe.³⁾



Fig. 12. Polare Anordnung der Kernfaden-schlingen im Kern einer Epidermiszelle von *Salamandra maculata*. Nach C. Rabl, 1885.

Die 1887 erschienenen „Neuen Beiträge zur Kenntnis der Zelle“ von Flemming⁴⁾, in welchen er „die Kernteilung bei den Spermatoocyten von *Salamandra maculosa*“ behandelt, sind dadurch von Bedeutung, daß in ihnen Flemming einen „Dimorphismus der Mitose bei den Spermatoocyten“ nachweist.⁵⁾ „Die Zellteilung erfolgt

¹⁾ l. c. S. 284, 285.

²⁾ Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. des Sc. nat. Bot., 6^e sér., Bd. XX, 1885, S. 310.

³⁾ l. c. S. 333.

⁴⁾ Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887, S. 389.

⁵⁾ l. c. S. 400.

da in zwei verschiedenen Typen der Mitose;“ er unterscheidet sie voneinander als die homöotypische und die heterotypische Form (Fig. 13, *B* und *A*). Der Knäuel der heterotypischen Form weicht von dem der gewöhnlichen Mitosen zunächst nur wenig ab; die Fäden vollziehen eine Längsspaltung, worauf die Spalthälften aber im Gegensatz zu der gewöhnlichen Mitose „sehr bald und sehr unregelmäßig voneinander abrücken, so daß dann der Parallelismus nicht mehr überall hervortritt“. ¹⁾ Die Zahl der ursprünglichen Segmente be-

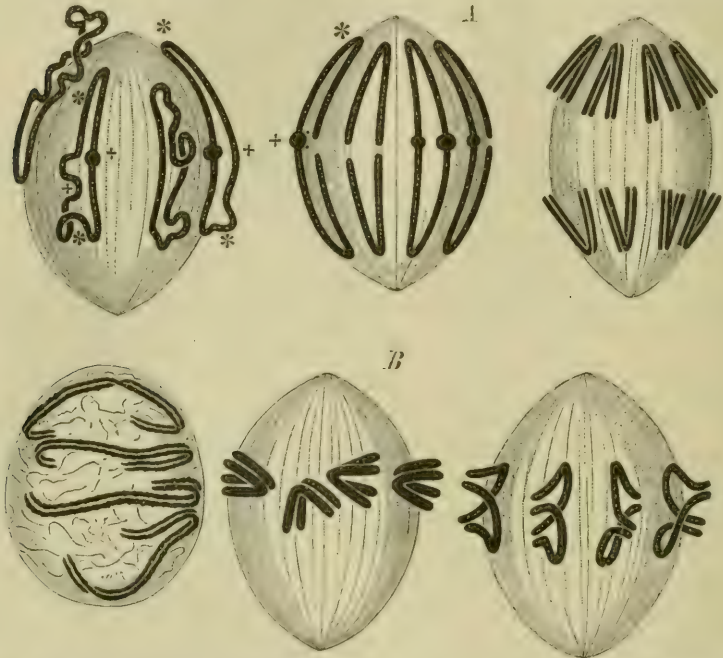


Fig. 13. Je drei aufeinanderfolgende Stadien: *A* der heterotypischen, *B* der homöotypischen Kernteilung. Nach W. Flemming, 1887.

trägt nur zwölf, ist also nur halb so groß, wie bei Zellen anderer Gewebe von *Salamandra*. Statt der üblichen Sternform findet man in der Kernspindel eine Art Kranzgewinde vor, das weiterhin in eine bauchige Tonne übergeht, wobei die beiden Längshälften jedes ursprünglichen Kernfadens an den Enden sich vereinigen, im übrigen auseinanderklappen und dann geschlossene Reifen darstellen (Fig. 13, *A*). ²⁾ Die Reifen sind an der Spindel so orientiert, daß die Vereinigungsstellen in der Äquatorialebene liegen, wo sich dann auch die Trennung vollzieht. Eine eigenartige Erscheinung stellt sich hierauf im Dyaster-

¹⁾ l. c. S. 404, 405.

²⁾ l. c. S. 406, 407.

stadium ein, wo die Fadenschleifen sich noch einmal der Länge nach spalten.¹⁾ Diese Erscheinung war früher schon Flemming in Keimzellen nicht entgangen.²⁾ Auch hatte schon L. Juranyi³⁾ im Jahre 1882 eine Fadenspaltung in den Tochtersternen der Pollenmutterzellen von *Ceratozamia longifolia* angegeben, und über eine solche wußte ebenfalls Emil Heuser 1884 in den Pollenmutterzellen von *Tradescantia virginica* zu berichten.⁴⁾

Das Verhältnis der homöotypischen Teilungsform zu der heterotypischen in den Spermatocyten von *Salamandra* vermochte Flemming noch nicht klarzulegen, auch läßt er eine homöotypische Form der Mitose der heterotypischen, behufs Spermacytenbildung, bereits vorausgehen.⁵⁾ Als Unterschied der homöotypischen Mitose von der gewöhnlichen gibt er an, daß die Metakinese sich früher einstellt und daß die Längshälften der gespaltenen Fäden sich eine Zeitlang völlig getrennt am Mittelteil der Spindel halten.⁶⁾ Die Zahl der Kernfäden betrug in den Spermatocyten auch bei dieser Mitose die Hälfte jener in Gewebszellen und die zweite, bei der heterotypischen Mitose erfolgende Längsspaltung blieb aus (Fig. 13, B).⁷⁾

Im Jahre 1888 erschien im I. Heft der Histologischen Beiträge, deren Veröffentlichung ich hiermit begann, meine Arbeit über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich nebst einem Anhang über Befruchtung. Ihr waren einige Publikationen anderer Forscher über Mikrochemie des Kerns und Zelleibes vorausgegangen, von denen ich aber meine, daß sie die Aufgabe einer besonderen Berichterstattung bilden müssen. Ich führe hier daher nur eine dieser Arbeiten an, eine Abhandlung von Frank Schwarz, über „die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasma“⁸⁾, und zwar auch diese nur aus einem ganz bestimmten Grunde, dem nämlich, daß ich ihr gewisse Bezeichnungen entlehnte, die seitdem in die morphologischen Schilderungen übergegangen sind. In meiner soeben angeführten Veröffentlichung nannte ich nämlich, an Frank Schwarz mich anlehnend, den mit den üblichen Tinktionsmitteln sich nicht färbenden Bestandteil des Kernfadens Linin. In einem Lininfaden waren demgemäß die sich färbenden Chromatinkörner eingebettet.

¹⁾ l. c. S. 414.

²⁾ Vgl. besonders Zellsubstanz usw., S. 261.

³⁾ Beobachtungen über Kernteilung. Stzber. der Ung. Akad. der Wiss., 1882, Sonderabzug, S. 70 u. 71, sowie die Figuren G und G¹, S. 72.

⁴⁾ Beobachtungen über Zellkernteilung, l. c. S. 154.

⁵⁾ l. c. S. 401.

⁶⁾ l. c. S. 440.

⁷⁾ l. c. S. 442.

⁸⁾ Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von Fr. Cohn, B. V, 1887, S. 1.

Daß der regelmäßigen Abwechslung der Chromatinscheiben mit Lininbrücken, wie sie vor der Längsspaltung der Kernfäden sich einstellt, eine tiefere Bedeutung zukommen müsse, folgerte ich aus dem Umstande, daß diese Erscheinung bei Pflanzen und Tieren wiederkehrt. „Die Annahme liegt nahe,“ schrieb ich weiter¹⁾. „daß durch einen solchen Aufbau der Kernfäden,“ . . . „die Bildung völlig gleicher Produkte bei der Längsspaltung gesichert wird.“ Bei der Besprechung der Zahl der Kernfäden schloß ich mich der Angabe von Rabl an, daß eine Verschmelzung der Kernfäden an ihren Enden in den Tochterkernanlagen nicht erfolgt, und daß somit auch die Annahme nur eines einzigen Fadens im ruhenden Kern unbegründet sei.²⁾ Während die bisherigen Untersuchungen bereits eine konstante Zahl von Kernfäden für die Kerne pflanzlicher Sporen-, Pollen- und Embryosackmutterzellen, tierischer Spermatocyten und Eier ergeben hatten, konnte ich zur Annahme einer vollen Konstanz der Segmentzahl in den Gewebekernen nicht gelangen.³⁾ Eine Herabsetzung der Segmentzahl in den „generativen Zellen“ im Verhältnis zu den „vegetativen“ war aber stets festzustellen.⁴⁾ Wie sie erfolge, müßten aber spätere Untersuchungen erst zeigen.⁵⁾ Nahe verwandte Gewächse könnten in der Zahl ihrer Kernfäden Verschiedenheiten aufweisen. — Daß auch den pflanzlichen Kernen Polfelder zukommen, vermochte ich nunmehr auch zu erweisen und mit dem Verlauf der mitotischen Teilung in Verbindung zu bringen.⁶⁾ In den primären Kernen der Pollenmutterzellen fiel mir bereits als Besonderheit jenes Stadium auf, in welchem die verkürzten „Segmentpaare“ an der Kernwandung verteilt sind.⁷⁾ „Hiernach könnte es scheinen, als wenn diese Differenzierungsart für gewisse generative Zellkernarten charakteristisch sei.“ In dieser Schlußfolgerung wurde ich aber erschüttert durch die weitere Beobachtung, daß schon beim zweiten Teilungsschritt in den Pollenmutterzellen die Vorgänge sich bedeutend jenen im Endosperm und in den Wandbelegen nähern.⁸⁾ Daß die Teilungsachse eines Kernes stets seine Polfelder verbinde, traf für meine Objekte nicht zu. Sie konnte auch rechtwinklig zu dieser Richtung orientiert sein und dann die Umlagerung sich unter Bildung sehr charakteristischer fächerförmiger Figuren vollziehen.⁹⁾ — Die verschiedenen Ansichten über den Ur-

¹⁾ l. c. S. 34.

²⁾ l. c. S. 36.

³⁾ l. c. S. 49.

⁴⁾ l. c. S. 51.

⁵⁾ l. c. S. 55.

⁶⁾ l. c. S. 64.

⁷⁾ l. c. S. 67.

⁸⁾ l. c. S. 69.

⁹⁾ l. c. S. 71.

sprung der Kernspindel, die eine ansehnliche Literatur bereits aufzuweisen hatten¹⁾, vermochten mich nicht zu bestimmen, meine für die Pflanzen vertretene Ansicht, daß sie cytoplasmatischen Ursprungs sei, aufzugeben. Bestärkt wurde ich vielmehr in meiner Auffassung durch das eingehende Studium solcher zweipoliger, hin und wieder auch dreipoliger Kernspindeln, innerhalb welcher der noch von seiner Wandung umgebene Kern sich befand. Eine solche Erscheinung trat mir wiederholt im protoplasmatischen Beleg angiospermer Embryosäcke entgegen.²⁾ Daß die Substanz der Kernkörperchen, so wie es F. A. F. C. Went³⁾ behauptete, direkt von den Kernfäden aufgenommen werden, das konnte ich nicht zugeben.⁴⁾ Denn ich sah die Kernkörperchen oft sich erst dann lösen, wenn der Kernfaden für den Teilungszustand schon völlig ausgestaltet war. Ich suchte vielmehr die Kernkörperchen zu den Verbindungsfäden und der Zellplatte in Beziehung zu bringen.⁵⁾ — Von den Spindelfasern nahm ich an, daß sie bei den höher organisierten Pflanzen von Pol zu Pol reichen, ungeachtet gegenteilige Angaben, so die von G. Berthold⁶⁾, bereits bestanden, ich selbst für *Spirogyra* gefunden hatte, daß die Spindel aus zwei Hälften besteht und die wenigsten Spindelfasern die Äquatorialebene durchsetzen⁷⁾, außerdem ein dem letzteren entsprechendes Verhalten für manche tierische Objekte sichergestellt war. Die Wanderung der Kernsegmente nach den Spindelpolen glaubte ich ihrer Eigenbewegung zuschreiben zu müssen, während E. van Beneden⁸⁾ und Th. Boveri⁹⁾ sie bereits durch Zusammenziehung der Spindelfasern dahin gelangen ließen. — Die Vermehrung der Verbindungsfäden führte ich auf eindringendes Cytoplasma zurück, das sich zu sekundären Fäden sondern sollte; die Bildung der Zellplatte leitete ich von äquatorialen Anschwellungen dieser Verbindungsfäden ab.¹⁰⁾ Durch die angenommene Beteiligung der Nukleolarsubstanz an den Vorgängen der Membranbildung schienen mir die von G. Klebs¹¹⁾

¹⁾ Die Zusammenstellung der Literatur l. c. S. 80.

²⁾ l. c. S. 102.

³⁾ Beobachtungen über Kern- und Zellteilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1887, S. 247.

⁴⁾ l. c. S. 137.

⁵⁾ l. c. S. 161, 172.

⁶⁾ Studien über Protoplasmamechanik, 1886, S. 201.

⁷⁾ l. c. S. 148.

⁸⁾ Edouard van Beneden et Adolphe Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride mégalocéphale*. Bull. d. l'Acad. roy. de Belg., 3e sér., Bd. XIV, 1887, S. 41.

⁹⁾ Zellenstudien, Heft 1, 1887, S. 47.

¹⁰⁾ l. c. S. 16 ff.

¹¹⁾ Tageblatt der Berl. Naturf. Vers. 1886, S. 194; Über den Einfluß des Kerns in der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. XII, 1887, S. 161. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1887, S. 181.

und G. Haberlandt¹⁾ behaupteten Beziehungen der Kerne zu dem Membranwachstum eine Aufklärung zu finden.

Schon einmal habe ich auf die Strahlungen in tierischen Eiern hingewiesen, deren erste Beobachtung bis in das Jahr 1844 zurückreicht.²⁾ Diese Strahlungen sollten mit fortschreitender Entwicklung der ontogenetischen Zellprobleme vielfach den Ausgangspunkt von Spekulationen über die Kräfte und die Wirkungsart der Kräfte bilden, welche den Teilungsmechanismus des Zelleibes beherrschen. In meine Berichterstattung soll dieser Teil des Zellproblems, als außerhalb des morphologischen Gebietes liegend, nicht aufgenommen werden. Hingegen müssen wir uns der Erscheinung, soweit sie in den Teilungsbildern sichtbar wird, zuwenden, da man ihre Schilderung stets jener

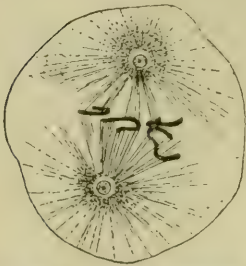


Fig. 14. Erste Furchungsspindel von *Ascaris* mit Centrosomen.
Nach Boveri.

anderweitiger Sonderungen angeschlossen hat. Ich erwähnte bereits, bei Besprechung der ersten Arbeiten von Oskar Hertwig, jenen Körper, den er im Mittelpunkt der Sonnen an den Enden der Kernspindeln sich furchender Seeigeleier fand.³⁾ Ed. van Beneden⁴⁾ war der erste, der auch in anderen Tierzellen, als den Eiern, Polarstrahlungen zu sehen bekam. Gleich darauf schilderte sie auch Bütschli⁵⁾ in Blastodermzellen der Insekten; Flemming⁶⁾ hierauf in den Gewebezellen von Salamandra. In seinem Buche über Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung konnte bereits Flemming⁷⁾ den Ausspruch tun, daß

er solche Strahlungen für ein allgemeines Phänomen der Zellteilung halte. Ich selbst konnte Strahlungen des Cytoplasma um Kernteilungsfiguren an dem ersten Objekt, das mir Kernspindeln darbot, den Eiern von Coniferen (S. 19, Fig. 3) konstatieren.⁸⁾ Spätere Untersuchungen sollten aber zeigen, daß solche Strahlungen in pflanzlichen Zellen weder so verbreitet, noch so zentriert sind, wie in tierischen. Ed. van Beneden⁹⁾ sah 1876 die Polkörperchen „corpuscules

¹⁾ Über die Beziehung zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, 1887, S. 90 ff.

²⁾ Grube, Unters. über die Entwicklung der Anneliden, Heft I.

³⁾ Morphol. Jahrb., Bd. I, 1875—1876, S. 408.

⁴⁾ La maturation de l'oeuf . . . etc. chez les mammifères, l. c. 1876.

⁵⁾ Studien über die ersten Entwicklungserscheinungen der Eizelle usw., 1876, S. 49.

⁶⁾ Vgl. nähere Angabe der Stellen in Zellsubstanz usw., S. 196 Anm. 3.

⁷⁾ Ebenda.

⁸⁾ Zellbildung und Zellteilung, I. Aufl., 1875, S. 22.

⁹⁾ Recherches sur les Dicyemides, l. c. S. 64.

polaires“ an den Spindelpolen der Dicyemidenkeime. Sie wurden des weiteren von Flemming¹⁾ und Rabl²⁾ als körperliche Differenzierungen der Teilungspole geschildert. Sie gewannen an Bedeutung, als E. van Beneden³⁾ und Th. Boveri⁴⁾ ihre Vermehrung durch Teilung feststellten (vgl. Fig. 14). Das erweckte auch die Vorstellung, daß sie, wie der Kern, konstante Organe des Zelleibes seien. Die Botaniker begannen sich für sie erst näher zu interessieren, als L. Guignard (1891) mit der Angabe hervortrat⁵⁾, es sei ihm der Nachweis der „sphères attractives“ auch in pflanzlichen Zellen gelungen. Seitdem waren diese Gebilde im Pflanzenreich Gegenstand einer lebhaften Kontroverse⁶⁾ und bis auf den heutigen Tag treten einzelne Forscher für ihr Bestehen, auch bei den höher organisierten Pflanzen, ein.⁷⁾

Die große Mehrzahl der Botaniker stellt aber ihr Vorhandensein bei diesen Gewächsen in Abrede⁸⁾ während es andererseits eben so sicher feststeht, daß sie in verschiedenen Graden der Ausbildung bei Algen, Pilzen und Bryophyten vertreten sind. Bei Diatomeen⁹⁾, Hydrodictyon¹⁰⁾, Sphacelaria-

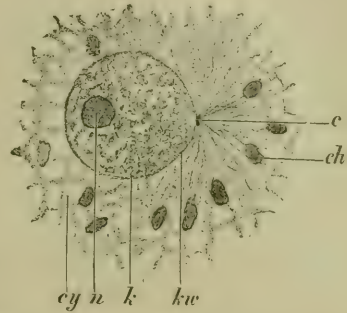


Fig. 15. Ein Zellkern und das ihn zunächst umgebende Cytoplasma. *cy* aus einer Zelle von *Fucus serratus*, *k* Zellkern, *kw* Kernwandung, *n* Kernkörperchen, *c* Centrosom, *ch* Chromatophoren. Bonner Lehrbuch, VII. Aufl., 1905.

¹⁾ Zellsubstanz usw., S. 230.

²⁾ Über Zellteilung, S. 259.

³⁾ Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'*Ascaride mégalocéphale*, 1887, S. 50 ff., 60 ff.

⁴⁾ Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocéphala*. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München, 1887, S. 80.

⁵⁾ Sur l'existence des „sphères attractives“ dans les cellules végétales. Comptes rendus de l'Acad., 9. März 1891.

⁶⁾ Vgl. hierzu den historischen Überblick, den M. Koernicke in den Ber. d. deutsch. Botan. Gesellsch., 1903, S. (82) ff., gibt.

⁷⁾ So Ch. Bernard, Quelques remarques à propos des centres kinétiques. Journal de Bot., 19. Jahrg., 1905, S. 80.

⁸⁾ Zuletzt M. Koernicke in seiner Antwort auf die Bernardschen Angaben. Centrosomen bei Angiospermen? Flora, Bd. 96, 1906, S. 501 ff.

⁹⁾ O. Bütschli, Über die sogenannten Zentralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. natur-med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. IV H. 5. Ferner Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen, 1896, und G. Karsten, Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura*. Flora, Bd. 87, 1900, S. 253.

¹⁰⁾ H. G. Timberlake, Development and structure of the Swarm-Spores of *Hydrodictyon*. Transaction of the Wisconsin Academy of Sciences etc., Vol. XIII, 1902, S. 501.

ceen¹⁾, Fucaceen²⁾ und Dictyotaceen³⁾, bei den Saprolegnieen⁴⁾ und Basidiomyceten⁵⁾ sind sie scharf abgegrenzte, durch Zweiteilung sich vermehrende Körperchen, welche durchaus die Boverische Bezeichnung von Centriolen verdienen (vgl. Fig. 15), während sie bei Corallina⁶⁾ und Nematium⁷⁾, bei den Ascomyceten wenig scharf umschriebene, größere Gebilde ohne Centriolen darstellen.⁸⁾ Bei gewissen Lebermoosen, wie Pellia, deren Sporen die ersten Keimungsstadien im Sporangium durchmachen und dort in mehrzellige Gebilde zerlegt werden, hat man ebenfalls solche centrosphärenartige Gebilde an den Spindelpolen nachweisen können.⁹⁾ Diese Gebilde dauerten aber nicht von einem Teilungsschritt bis zum nächsten fort, sie schwanden mit vollendeter Kernteilung, um mit Beginn der nächsten Teilung wieder aufzutreten. Auf späteren Entwicklungszuständen gingen sie ganz verloren. Bei anderen Lebermoosen, wie Marchantia, fanden dagegen

¹⁾ E. Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, S. 52. Walter T. Swingle, Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 142.

²⁾ E. Strasburger, Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 197. J. B. Farmer und J. L. Williams, On Fertilization and Segmentation of the Spore of Fucus. Ann. of Bot., Bd. X, 1896, S. 479 und Contributions to our knowledge of the Fucaceae: their life history and cytology. Phil. Trans. Roy. Soc., Bd. 190, 1898, S. 623.

³⁾ David M. Mottier, Das Centrosom bei Dictyota. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVI, 1898, S. 124, und Nuclear and Cell Division in Dictyota dichotoma. Ann. of Bot., Bd. XIV, 1900, S. 163. Ferner J. Lloyd Williams, Studies in the Dictyotaceae I. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 141. II. Ebenda, S. 183.

⁴⁾ A. H. Trow, On Fertilization in the Saprolegnieae. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 541.

⁵⁾ H. Wager, On the presence of centrospheres in fungi. Ann. of Bot., Vol. VIII, 1894, S. 321 ff. R. Maire, Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes. Thèses prés. à la faculté d. sc. de Paris 1902. Letzterer gibt Centrosomen für die Basidiomyceten mit Ausnahme der Uredineen an. Doch beschreibt neuerdings V. H. Blackman auch Centrosomen bei dieser Ordnung der Basidiomyceten. On the Fertilization, Alternation of Generations and general Cytology of the Uredineae. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 323.

⁶⁾ Bradley Moore Davis, Kernteilung in der Tetrasporenmutterzelle bei Corallina officinalis L. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1898, S. 267.

⁷⁾ J. J. Wolfe, Cytological Studies on Nematium. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 607.

⁸⁾ Ich verweise hier auf eine der ersten Arbeiten von R. A. Harper, dem wir die Entdeckung dieser Gebilde bei Pilzen verdanken: Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 249, und außerdem auf die ganz neuerdings erschienenen Arbeiten von René Maire, Recherches cytologiques sur quelques Ascomycètes. Annales mycologici, Bd. III, 1905, S. 123, und A. Guilliermond, Remarques sur la Karyokinèse des Ascomycètes. Annales mycologici, Vol. III No. 4, 1905, S. 343.

⁹⁾ J. B. Farmer und J. Reeves, On the occurrence of centrospheres in Pellia epiphylla. Ann. of Bot., Bd. VIII, 1894, S. 219. On spore formation and nuclear

J. M. van Hook ¹⁾ und S. Ikeno ²⁾ nur Centriolen ohne Sphären vor und zwar sollen nach letzterem diese Körperchen am Schluß jeder Teilung der Innenzellen junger Antheridien verschwinden, um bei Beginn der neuen Teilung im Kern neugebildet zu werden und durch die Kernwand nach außen in das umgebende Plasma zu treten. Doch bedürfen die Angaben Ikenos einer erst durch weitere Untersuchungen zu erreichenden Bestätigung, zumal neuerdings K. Miyake ³⁾ das Bestehen distinkter Centrosomen bei den Lebermoosen bestreitet und auch bei *Marchantia* die dunklen Punkte an den Spindelpolen nur als Centren der Kinoplasmastrahlung aufgefaßt wissen will. Allerdings hält Ikeno in einer der Miyakeschen Mitteilung auf dem Fuße folgenden Erklärung ⁴⁾ an seinen früheren Angaben fest. — Nach alledem wird man zu der Annahme gedrängt, daß uns die Lebermoose das letzte Ausklingen der individualisierten Attraktionscentren in der fortschreitenden Entwicklung des Pflanzenreiches vorführen. Die Sicherstellung centrosomartiger Gebilde bei den höher organisierten Gewächsen, von den Bryophyten aufwärts, versagte, trotz Anwendung solcher Fixierungs- und Färbungsmittel, die sich zu dem gleichen Zwecke im Tierreiche besonders bewährt hatten. Es wurde zwar der Versuch gemacht, bestimmte, besonders abgegrenzte protoplasmatische Gebilde, die während der Anlage von Spermatozoiden von Bryophyten, Pteridophyten und spermatozoidenbildender Gymnospermen in die Erscheinung treten, den Centrosomen beizuzählen, doch schloß sich, worauf noch zurückzukommen sein wird, dieser Deutung nur eine begrenzte Zahl von Forschern an.

Auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden im September 1887 schlug Léo Errera ⁵⁾ vor, den Komplex von Verbindungsfäden, in welchem die neue Membran bei den höher organisierten Gewächsen sich bildet, als Phragmoplasten zu bezeichnen. Dieser Phragmoplast habe gewöhnlich die ungefähre Form

division in the Hepaticae. *Ann. of Bot.*, Bd. IX, 1895, S. 469. Br. M. Davis, *Nuclear Studies on Pellia*. *Ann. of Bot.*, Vol. XV, 1901, S. 147. Charles J. Chamberlain, *Mitosis in Pellia*. *Bot. Gazette*, Bd. 36, 1903, S. 28; dort und in Br. M. Davis, *Studies on the Plant cell*, *The American Naturalist*, Vol. XXXVIII, 1904, S. 465 ff., findet sich die ältere Literatur zusammengestellt.

¹⁾ J. M. van Hook, *Notes on the Division of the Cell and Nucleus in Liverworts*. *Bot. Gaz.*, Vol. XXX, 1900, S. 394.

²⁾ S. Ikeno, Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese: Die Spermatogenese von *Marchantia polymorpha*. *Beih. z. bot. Centralbl.*, Bd. XV, 1903, S. 65.

³⁾ K. Miyake, *On the Centrosome of Hepaticae*. Preliminary Note. *Botan. Magaz. Tokyo*, Vol. XIX, 1905, p. 98.

⁴⁾ S. Ikeno, *Are the Centrosomes in the Antheridial Cells of Marchantia polymorpha imaginary?* *Ebenda*, S. 111.

⁵⁾ *Biol. Centralbl.*, Bd. XVII, 1887—1888, S. 729.

eines Rotationsellipsoids und es sei einleuchtend, daß diese seine Form einen rechtwinklichen Ansatz der neuen weichen äquatorialen Wand an die alte, bereits erhärtete, notwendig herbeiführen müsse. In allen Zellen, denen ein solcher Phragmoplast zukommt, wird also die neue Membran von ihm gleichsam mechanisch in die beste Gleichgewichtslage gebracht. — Mit diesen und anderen in Zusammenhang mit ihnen stehenden mechanischen Problemen des Anschlusses der Scheidewände in pflanzlichen Geweben beschäftigte sich dann eingehend E. de Wildeman¹⁾, worauf aber in einer besonderen Berichterstattung näher einzugehen wäre.

In einem zusammenfassenden Aufsätze „Über Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen“ vom Jahre 1888 machte W. Waldeyer²⁾ den Vorschlag, die getrennten Abschnitte des Kernfadens: Kernsegmente, Schleifen, chromatischen Elemente, oder wie sie bisher genannt worden waren, als Chromosomen zu bezeichnen, eine Bezeichnung, die fast allgemeine Aufnahme fand. Denn im wesentlichen finde ich nur O. Hertwig, der sie nicht in Anwendung brachte. Auch in der kürzlich erschienenen Allgemeinen Biologie gibt er an³⁾, statt „der allgemein zutreffenden Bezeichnung Chromosomen“, „das bequemere und ebenso für alle einzelnen Fälle passende Wort ‚Kernsegmente‘ gebrauchen“ zu wollen.

In meiner Veröffentlichung von 1892 über Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung schlug ich vor, das die Spindelfasern und Verbindungsfäden bildende Protoplasma, das mir schon früher durch seine Besonderheit aufgefallen war und das ich als formatives Cytoplasma unterschieden hatte⁴⁾, Kinoplasma⁵⁾ zu nennen. Der Begriff dieser aktiven Substanz, welche die Teilungsvorgänge beherrscht, deckte sich im wesentlichen mit jenem des Archoplasma, den Boveri kurz zuvor aufgestellt hatte.⁶⁾ Meine Bezeichnung hat sich in der Botanik eingebürgert, trotzdem gegen sie der Einwand erhoben werden konnte, daß sie einen physiologischen Begriff dort schaffe, wo ein morphologischer erforderlich sei. Ich versuchte es daher später, das Wort Kinoplasma

¹⁾ Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires. Mém. cour. et Mém. des sav. étrang. publiés par l'Acad. roy. de Belg. 1893.

²⁾ Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888, S. 27.

³⁾ Zweite Auflage des Lehrbuches „Die Zelle und die Gewebe“, 1906, S. 171.

⁴⁾ Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884, S. 108.

⁵⁾ l. c. S. 60.

⁶⁾ Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megaloccephala*. Sitzber. d. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. III Heft 2, 1887, und Zellen-Studien, Heft 2, 1888, S. 61.

durch Filarplasma zu ersetzen, doch am ersteren ist festgehalten worden, so daß es einem vorhandenen Bedürfnis zu entsprechen scheint. Seine Bedeutung habe ich mit der Zeit erweitern müssen, da das Kinoplasma im Augenblick seiner Aufstellung, auch bei höher organisierten Gewächsen, noch mit individualisierten Attraktionscentren die Herrschaft zu teilen hatte und diese nicht mit umfaßte.¹⁾ Weiterhin sprach ich ihm im Cytoplasma der höheren Pflanzen alle aktiven Fähigkeiten zu. Später²⁾ sah ich mich veranlaßt, dem Kinoplasma auch die Hautschicht der Zelle und die Kernwandung beizuzählen, da mir die Hautschicht und die Kernwandung in ihrem Ursprung und ihrem Verhalten solche Beziehungen zu der Substanz der Spindelfasern und Verbindungsfäden verraten hatten, daß mir ihre Vereinigung mit diesen geboten schien.³⁾ Zu ebensolcher Auffassung der Hautschicht und Kernwandung gelangte im besonderen auch B. Dębski.⁴⁾ Er konnte bei *Chara fragilis* die Hautschicht als solche an der Oberfläche der Protoplasten deutlich nachweisen. Ich schalte das ein, weil von anderer Seite eine solche morphologisch differenzierte Hautschicht um die Protoplasten in Abrede gestellt wurde, so im besonderen von R. Chodat und A. M. Boubier.⁵⁾ — Dem Kinoplasma stellte ich weiterhin das Trophoplasma gegenüber⁶⁾, in welches ich vorwiegend die ernährungsphysiologischen Funktionen verlegte. Der Versuch, das Trophoplasma morphologisch in Alveolarplasma später umzutaufen, fand auch nur wenig Verbreitung, wie denn auch der alveolare Bau dieses Cytoplasma kontrovers wurde, während die Bezeichnung Trophoplasma stark in Gebrauch ist. Beide Namen ermöglichen es, gewisse sich gegeneinander abhebende Bestandteile des Cytoplasma in sich teilenden Pflanzenzellen kurz zu bezeichnen und werden daher festgehalten. Ich selbst bin andererseits weit davon entfernt, die Schwächen dieser Unterscheidung zu verkennen und die Schwierigkeit zu unterschätzen, welche die wirkliche Trennung solcher Plasmateile darbietet; daher ich u. a. auch die Kritik gelten lasse, die W. Pfeffer in der zweiten Auflage

¹⁾ Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zellteilungsfragen. Anat. Anzeiger, VIII. Jahrg., 1893, S. 187.

²⁾ Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 381.

³⁾ Im Jahre 1901 schlug ich Plasmoderma als international anwendbare Bezeichnung für die Hautschicht vor. Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI S. 566.

⁴⁾ Weitere Beobachtungen über *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII. 1898, S. 661.

⁵⁾ Sur la Plasmolyse et la membrane plasmique. Journ. de Bot., Bd. XII, 1898. S. 118. Sur la membrane periplasmique. Daselbst, Bd. XIII, 1899, S. 379.

⁶⁾ Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zellteilungsfragen. Anat. Anzeiger, VIII. Jahrg., 1893, S. 189.

seiner Pflanzenphysiologie dieser Unterscheidung angedeihen läßt.¹⁾ Auch muß ich hinzufügen, daß soeben eine Arbeit von Jules Berghs²⁾ aus dem Louvainschen Institut erscheint, in welcher das Vorhandensein von zwei Bestandteilen im Cytoplasma, des Kino- und Trophoplasma, zum mindesten so wie ich sie definiert habe, in Abrede gestellt wird.

Beim weiteren Verfolgen der dem Kinoplasma im Zellkörper zufallenden Rolle wies ich in derselben Schrift vom Jahre 1892, die zuvor zitiert wurde, darauf hin³⁾, wie viel vollkommener das Kinoplasma als das Trophoplasma bei Zellteilungen halbiert werde. Denn die Verbindungsfäden der Tochterkernanlagen stellen fast die Gesamtmenge des im Zellkörper vertretenen Kinoplasmas vor, die Zellplatte geht aber durch ihre Mitte. So werden sie in gleicher Menge gegeneinander getrennt, auch wenn die Teilung der Mutterzelle zwei ungleich große Tochterzellen liefert. — Weiter suchte ich auf die Beziehung des Kinoplasmas zur Cilienbildung der Schwärmsporen hinzuweisen⁴⁾ und verglich die Cilien mit den Spindelfasern. Dieselbe Bedeutung mußte ich den Cilien der pflanzlichen Spermatozoiden zusprechen und dabei auf die Förderung hinweisen, die der Einblick in ihre Entwicklungsgeschichte den Arbeiten zu verdanken hatte, deren Veröffentlichung Wl. Belajeff damals begann.⁵⁾ Wl. Belajeff gab an, daß ein kleiner, stark lichtbrechender Plasmahücker in der Nähe des in periphere Lage gerückten Kerns, an der Hautschicht der spermatogenen Zellen von *Chara fragilis* sich bilde, und ließ aus ihm hierauf die beiden Cilien hervorwachsen. Der fertige, fadenförmig gestreckte, schraubenförmig gewundene Samenfaden von *Chara* stellt eine langgestreckte Zelle dar, deren mittlerer Teil von dem entsprechend gestreckten Zellkern eingenommen wird, deren vorderer cilientragender Teil kinoplasmatischer Natur ist, deren hinterer Trophoplasma birgt.⁶⁾ — Daß um den vom Zellkern eingenommenen Abschnitt der pflanzlichen Samenfäden eine Plasmahülle fortbestehe, suchte E. Zacharias mit Hilfe seiner mikrochemischen Untersuchungsmethoden ebenfalls nachzuweisen.⁷⁾

Belajeff, der seine spermatologischen Studien fortsetzte, schilderte weiterhin auch bei den Farnkräutern das Auftreten der Cilien-

¹⁾ Bd. I S. 41 und Bd. II S. 744 Anm. 1.

²⁾ Le Fuseau hétérotypique du Paris quadrifolia. „La Cellule“, Bd. XXII, 1905, S. 203.

³⁾ l. c. S. 58.

⁴⁾ l. c. S. 62 ff.

⁵⁾ Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen. Russisch 1892, dann unter dem angeführten Titel deutsch in Flora, Bd. 79, 1894, S. 1.

⁶⁾ Schwärmsporen, Gameten usw., S. 112 ff.

⁷⁾ Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Bot. Ztg., 1887. Sp. 354.

bildner als abgegrenzter Gebilde im Innern der spermatogenen Zelle. in der Nähe des Kerns, und hob hervor, daß sie an Centrosomen erinnern.¹⁾ Zugleich wies er auf die Ähnlichkeiten hin, welche die Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen darbietet.²⁾ Weiter dehnte Belajeff mit gleichem Ergebnis seine Untersuchungen auf andere Farne und auf Schachtelhalme aus³⁾ und konnte die centrosomartigen Körper bis in die „Großmutterzellen“ der Spermatozoiden zurückverfolgen. Ähnliche Gebilde hatte S. Hirase⁴⁾ 1894 in den generativen Zellen des Pollenschlauches von *Ginkgo* nachgewiesen, welchem Nachweis er 1897 die überraschende Entdeckung konnte folgen lassen, daß diese Gymnosperme bewegliche Samenfäden in ihren Pollenschläuchen erzeugt.⁵⁾



Fig. 16. Blepharoplasten in verschiedenen Kernteilungszuständen der Sekundärspermatocyten von *Marsilia vestita* nach W. R. Shaw, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1898.

Die sich bald anschließenden Untersuchungen der, wie sich nunmehr zeigte, ebenfalls mit Spermatozoiden ausgestatteten Cycadeen erweiterten entsprechend unsere Kenntnisse über die den spermatogenen Zellen zukommenden centrosomartigen Körper; allein, während S. Hirase und S. Ikeno sie für echte Centrosomen erklärten⁶⁾, sprach sich Herbert J. Webber⁷⁾ gegen eine solche Deutung aus

¹⁾ Über den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1897, S. 337.

²⁾ Über die Ähnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1897, S. 342.

³⁾ Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1898, S. 140.

⁴⁾ Notes on the Attractions-spheres in the Pollen-cells of *Ginkgo biloba*. The Bot. Mag. Tokyo, Bd. VIII, 1894, S. 359, und Études sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba*. Journ. of the College of Sc. Univ. Tokyo, Bd. VIII, 2. Teil, 1895, Sonderabzug S. 12.

⁵⁾ Untersuchungen über das Verhalten des Pollens von *Ginkgo biloba*. Bot. Centralbl., Bd. 69, 1897, S. 33.

⁶⁾ S. Hirase, Études sur la fécondation et l'embryologie du *Ginkgo biloba*. Journ. of the College of Sc. Univ. Tokyo, Bd. XII, 2. Teil, S. 121. S. Ikeno, Zur Kenntnis der sog. centrosomähnlichen Körper im Pollenschlauch der Cycadeen. Flora. Bd. 85, 1898, S. 17, und Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta*. Jahrb. für wiss. Botan., Bd. XXXII, 1898, S. 571.

⁷⁾ Peculiar Structures occurring in the Pollen Tube of *Zamia*. Bot. Gaz.,

und schlug vor, sie Blepharoplasten zu nennen. Dieselbe Auffassung vertrat auch Walter R. Shaw¹⁾, der bei *Onoclea* und *Marsilia* die Anlage und das weitere Verhalten der Blepharoplasten von den Urmutterzellen der Spermatozoiden an, verfolgte (vgl. Fig. 16). Das hinderte nicht, daß Wl. Belajeff²⁾ trotzdem entschieden für die Deutung der Blepharoplasten als Centrosomen, bei Wiederholung der Shawschen Untersuchung, eintrat. Ich selbst konnte mich letzterer Ansicht nicht anschließen³⁾, erblickte vielmehr in den Blepharoplasten besondere kinoplasmatische Gebilde, die für Cilienherzeugung angelegt werden. Bestimmend für meine Auffassung war der Umstand, daß denselben Pflanzen, welche Blepharoplasten bilden, in sonstigen Zellen ihres Körpers Centrosomen, von denen man erstere ableiten könnte, abgehen und daß man selbst in den homologen Zellen des weiblichen Apparates der nämlichen Pflanzen vergeblich nach centrosomartigen Körpern sucht. Die phylogenetische Möglichkeit einer Ableitung der Blepharoplasten schien mir weit eher in dem Versuch ihrer Anknüpfung an die cilientragenden Hautschichtverdickungen der Schwärmsporen zu liegen. Allerdings glaubt unterdes S. Ikeno⁴⁾ bei allen Zellgenerationen in den Antheridien von *Marchantia* typische Centrosomen beobachtet zu haben, die sich auch an der Spindelbildung beteiligen, dann aber in den letzten Stadien der spermatogenetischen Teilungen ihre Funktion wechseln und als Cilienbildner dienen sollen, Angaben, für die, ebenso wie für jene, daß die von ihm als Centrosomen gedeuteten, sich bei der Spindelbildung beteiligenden Körper nuklearen Ursprung hätten, die Bestätigung von anderer Seite fehlt. — In einer 1904 über die Entwicklung der Spermatozoiden von *Chara* veröffentlichten Arbeit spricht David M. Mottier⁵⁾ den Angaben von Ikeno die Beweiskraft ab⁶⁾, während Charles E. Lewis⁷⁾ ganz neuerdings in einer der *Riccia* gewidmeten Untersuchung die Frage

Bd. 23, 1896—1897, S. 453. The Development of the Antherozoids of *Zamia*. Ebenda, Bd. 24, 1897—1898, S. 16. und Notes on the Fecundation of *Zamia* and the Pollen Tube Apparatus of *Ginkgo*. Ebenda, S. 225.

¹⁾ Über die Blepharoplasten bei *Onoclea* und *Marsilia*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1898, S. 177.

²⁾ Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1899, S. 199.

³⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr., Heft VI, 1900, S. 185 ff.

⁴⁾ l. c. 1903, S. 65. Vgl. auch den Aufsatz desselben Verf. über Blepharoplasten im Pflanzenreich (Biol. Centrabl., Bd. XXIV, 1904, S. 211), wo er auf Grund seiner Befunde an *Marchantia* weiter für die Centrosomennatur der Blepharoplasten eintritt.

⁵⁾ The development of the Spermatozoid of *Chara*. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 252.

⁶⁾ Vgl. zu dieser Frage auch D. M. Mottier, Fecundation in Plants, 1904, S. 44.

⁷⁾ The embryology and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina*. Bot. Gaz., Vol. XLI, 1906, S. 109 ff.

nach der Natur der Blepharoplasten zum mindesten für offen hält. Charles E. Lewis fand Körper, die sich wie Centrosomen verhielten nur in den sich teilenden Innenzellen des Antheridiums, im Sporophyt; in den Sporenmutterzellen und dem Gametophyt jedoch nicht. Sie verschwanden beim Schluß der Teilungen, um bei Beginn der nächsten von neuem aufzutreten. Nur nach der letzten zur Bildung der Spermatiden führenden Teilung der Antheridialzellen blieben sie erhalten, um die Funktion von Blepharoplasten zu übernehmen. Daß diese Gebilde, wie Ikeno will, dem Kern entstammen sollten, konnte auch Charles E. Lewis nicht bestätigen. — Eine von den früheren mehrfach abweichende Schilderung der Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden von *Chara* gab David M. Mottier in seiner eben angeführten Arbeit.¹⁾ Er läßt die Cilienbildung nicht von einem Plasmahöcker an der Hautschicht der spermatogenen Zelle ausgehen, vielmehr den Blepharoplasten, wohl aus der Hautschicht, im Umkreis der Zelle sich sondern. Nahe seinem vorderen dünneren Ende trage er die Cilien. Er bilde an den fertigen Spermatozoiden ein an seiner Außenseite konvexes, an seiner Innenseite etwas konkaves homogenes Band, das der Wandung des gestreckten, schraubig gewundenen Kernes dicht angeschmiegt ist. Das sonstige Cytoplasma sei bis auf Spuren verschwunden.

Durch seine Arbeit: Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen²⁾ hatte Wl. Belajeff neue Anregung zur Untersuchung der Spindelbildung gebracht. Er beschrieb ihren Anfang in Pollenmutterzellen in dem Auftreten einer dichten, filzartigen Schicht, die um den Kern sich lagert.³⁾ Die Fäden dieser Schicht erfahren eine Streckung, vereinigen sich in mehrere Gruppen und fügen sich einerseits der Zellwandung, andererseits der Kernoberfläche an. Dann werden die Kernsegmente von den Fäden an gegenüberliegenden Seiten erfaßt und in die Äquatorialebene befördert, während die Fäden selbst sich zu zwei Büscheln vereinigen.

Die multipolare Anlage von Kernspindeln aus um den Kern sich sammelnden und ihn umhüllenden Kinoplasmafäden wurde bald darauf zum Gegenstand eingehender Studien der Spindelbildung in den Mutterzellen von Sporen, Pollenkörnern und Embryosäcken erhoben, wobei die Vielpoligkeit der Anlagen dieser Teilungsfiguren auch gleichzeitig gegen das Bestehen von Centrosomen bei den höher organisierten Pflanzen ins Gewicht fallen konnte. Es folgten die Ar-

¹⁾ l. c. S. 248 ff.

²⁾ Flora, Bd. 79, 1894, S. 430.

³⁾ S. 432.

beiten von W. J. V. Osterhout¹⁾, von David M. Mottier²⁾, von H. O. Juel³⁾, von B. Dębski⁴⁾ u. a. aufeinander.⁵⁾ — Weiterhin machte B. Němec⁶⁾ auf die Unterschiede aufmerksam, welche die Spindelbildung in „vegetativen“ und „reproduktiven“ Zellen darbietet. Er fand die Anlage der Spindel in den vegetativen Zellen bipolar, in den Sporen- und Pollenmutterzellen multipolar. Die vegetative bipolare Spindel ließ er aus einem den zur Teilung sich anschickenden Kern umgebenden, ovoidalen Gebilde hervorgehen. — Nicht unähnliche Angaben über die Spindelbildung in den Wurzelspitzen der Hyacinthe hatte tatsächlich zuvor schon F. Rosen⁷⁾ gemacht. Den Němecschen ersten Veröffentlichungen folgten andererseits bald, noch ohne deren Kenntnis, entsprechende Schilderungen von John H. Schaffner⁸⁾ für die Wurzelspitze von *Allium Cepa* und von Edward L. Fulmer⁹⁾ für Keimlinge von *Pinus*. Unterdes hatte sich auch im Bonner Institut A. Hof¹⁰⁾ mit gleichen Untersuchungen befaßt, die ich dann im Jahre 1899 selber fortsetzte.¹¹⁾ Die Němecschen Angaben über die bipolare Anlage vegetativer Spindeln konnte ich dabei bestätigen, zugleich aber auch feststellen, daß die extremen Formen der Spindelbildung durch Übergänge verknüpft sind.

¹⁾ Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei *Equisetum*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 159.

²⁾ Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. Ebenda, S. 169.

³⁾ Die Kernteilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva*. Ebenda, S. 205.

⁴⁾ Beobachtungen über Kernteilung bei *Chara fragilis*. Ebenda, S. 227.

⁵⁾ Die überaus zahlreiche Literatur hierzu wird man zusammengestellt finden bei Coulter und Chamberlain, *Morphology of Angiosperms*, 1903. M. Koernicke, *Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1903, S. (66), und Br. M. Davis, *Studies on the Plant Cell*. The American Naturalist, 1904 und 1905.

⁶⁾ Cytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten von Pflanzen. Stzber. d. böhm. Gesell. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Juni 1897; Über die Umbildung der achromatischen Kernteilungsfigur usw. im Bot. Centralbl., Bd. 74, 1898, S. 1. Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Bot. Centralbl., Bd. 77, 1899, S. 241. Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, 1899, S. 313. Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*, Flora, Bd. 86, 1899, S. 214; Über abnorme Kernteilungen in der Wurzelspitze von *Allium Cepa* und Über den Einfluß niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe, in dem Stzber. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Januar 1898 u. Februar 1899.

⁷⁾ Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzelle, in Cohns Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896, S. 249, 250.

⁸⁾ Karyokinesis in the Root Tips of *Allium Cepa*. Bot. Gaz., Bd. 26, 1898, S. 225.

⁹⁾ Cell Division in Pine Seedlings. Ebenda, S. 239.

¹⁰⁾ Histologische Untersuchungen an Vegetationspunkten. Bot. Centralbl., Bd. LXXVI, 1898, S. 65.

¹¹⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., 1900, S. 112 ff.

Bei der bipolaren vegetativen Spindelanlage wird die Kinoplasmahülle, die sich in den Prophasen um den Kern bildet, an den beiden zukünftigen Polen kappenförmig abgehoben und Spindelfasern in den Kappen angelegt, die weiterhin nach Auflösung der Kernwandung in das Kerninnere vordringen (Fig 17, 3, 4). Die Spindelfasern sind bei

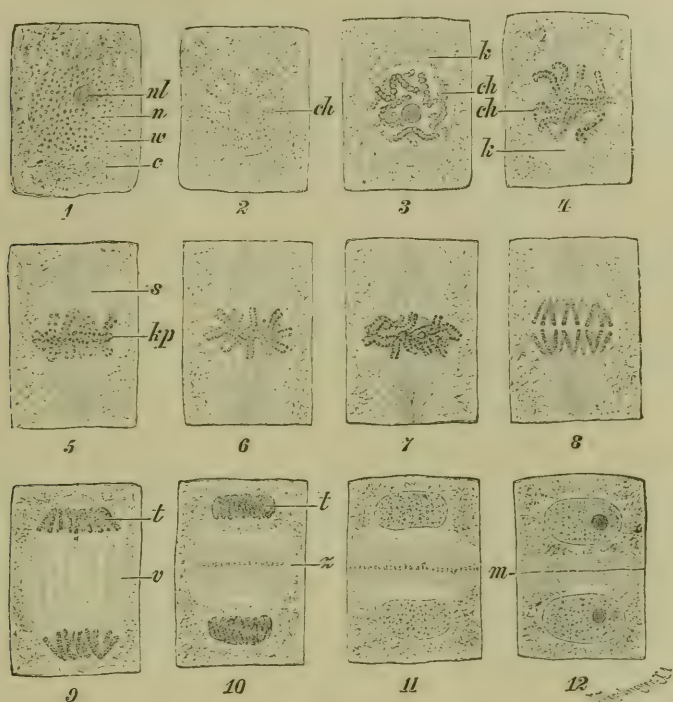


Fig. 17. Aufeinanderfolgende Stadien der Kern- und Zellteilung in einer embryonalen Gewebezelle. *n* Kern, *nl* Nucleolus, *w* Kernwandung, *c* Cytoplasma, *ch* Chromosomen, *k* Polkappen, *s* Spindel, *kp* Kernplatte, *t* Tochterkernanlage, *v* Verbindungs-fäden, *z* Zellplatte, *m* neue Scheidewand. In 1 der Kern in Ruhe. In 2 und 3 Sonderung der Chromosomen. In 4 innerhalb der Chromosomen die Sonderung in Linien und Chromatin sichtbar. In 5 Anordnung der Chromosomen zur Kernplatte, ihre Längsspaltung. In 3–5 Ausbildung der Spindel aus den Polkappen. In 6 die Längsspaltung der Chromosomen. In 7 ihre beginnende Trennung in Richtung der Pole. In 8 vollendete Trennung der Tochterchromosomen. In 9 ihre Beförderung nach den Polen. In 10, 11 und 12 Bildung der Tochterkerne. In 9–11 Anlage der Verbindungs-fäden und der Zellplatte. In 12 Ausbildung der neuen Scheidewand.

Aus E. Strasburger im Bonner Lehrbuch, VIII. Aufl., 1906.

ihrem Auftreten in den Kappen noch nicht auf einen einzigen Punkt centriert, daher man solche Spindelbildung als multipolar diarche von der multipolar polyarchen der Sporenmutterzellen (Sporen-, Pollen-, Embryosackmutterzellen) unterscheiden, und beide der auf Centrosomen orientierten, bipolar diarchen, etwa von *Fucus*, gegenüberstellen

könnte.¹⁾ Die multipolar polyarche Spindelanlage ist übrigens auch in Sporenmutterzellen im wesentlichen auf den ersten Teilungsschritt der kugeligen Sporenmutterzelle beschränkt, während sie in den beiden halbkugeligen Tochterzellen oft Annäherung an die multipolar diarche zeigt.²⁾ Wo eine Kernspindel auf keinem Entwicklungszustande eine Centrierung nach den Polen, vielmehr einen mehr oder weniger parallelen Verlauf der Fasern aufweist, was eine durchaus nicht seltene Erscheinung ist, da könnte sie diarch apolar heißen.³⁾

Eine im Pflanzenreich einzig dastehende Art der Spindelbildung, für die aber Analoga bei zoologischen Objekten schon vorlagen, konnte P. Denke⁴⁾ bei der Teilung der Mikrosporen von *Selaginella* feststellen. Er sah den Kern vor Beginn der Spindelbildung an die Wand der Zelle rücken, in dem dadurch frei werdenden Cytoplasmateil hierauf Kinoplasmafäden auftreten, die sich schließlich zu einer wohlausgebildeten bipolaren Spindel vereinigten. In diese Spindel wurde der Kern dann hineingezogen, durch Vermittlung von den Spindelpolen ausgehender an die Kernwand ansetzender und nach deren Auflösung bis zu den Chromosomen vordringender Kinoplasmafäden.

B. Němec⁵⁾ gibt an, in den sich teilenden Zellen meristematischer Gewebe von *Hemerocallis fulva*, *Roripa amphibia* und anderer Pflanzen die direkte Umwandlung der von den Kernen ausstrahlenden Kinoplasmafäsern in Nukleolen beobachtet zu haben, und auch daß nukleolenartige Gebilde an den Polen der Teilungsfiguren aus den Spindelfäsern entstehen könnten.⁶⁾ Er meint, es seien ebenfalls solche Gebilde gewesen, die J. Demoor⁷⁾ an den Polen der Kernspindeln in *Tradescantia*haaren unter dem Einfluß der Kälte auftreten sah und als Centrosomen deutete. Auch beobachtete G. Karsten⁸⁾ extranukleare Nukleolen in dem sporogenen Gewebe von *Psilotum*, die an entgegengesetzten Seiten aus dem Kern austraten, sich ähnlich wie Guignards Centrosomen verhielten und schließlich in die Tochterkernanlagen als Nukleolen wieder zurückkehrten.

¹⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., 1900, S. 118.

²⁾ l. c. S. 121.

³⁾ l. c. S. 124.

⁴⁾ Sporenentwicklung bei *Selaginella*. Beih. zum botan. Centralbl., Bd. XII, 1902, S. 187, 188.

⁵⁾ Cytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten l. c. S. 25 und Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung l. c. S. 251.

⁶⁾ Über den Einfluß niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe. Stzber. d. böhm. Gesellsch. der Wiss., mathem.-naturwiss. Kl., 1899, S. 8.

⁷⁾ Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Archive de Biol., Bd. XIII, 1895, Sonderabzug, S. 69.

⁸⁾ Über Beziehungen der Nukleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1893, S. 355.

In meiner Publikation von 1900 suchte ich auch meine Auffassung wieder zu verteidigen und zu begründen, daß die Chromosomen an der Spindel durch Verkürzung jener Fasern, die beiderseits an sie ansetzen und die ich Zugfasern genannt hatte, an die Pole befördert werden, und daß die von einem Pol zum anderen reichenden Stützfasern die Stütze für diesen Vorgang abgeben.¹⁾ Alfred Fischer²⁾ meint hingegen, daß der Beweis für diese Behauptung nirgends erbracht sei. Tatsächlich stützte sich meine Beweisführung nur auf indirekte Wahrnehmungen. Während die Chromosomen sich nach den Polen bewegen, nimmt nämlich die Länge der Zugfasern ab, die Färbbarkeit der polaren Spindelabschnitte gleichzeitig zu. Eine Verdickung der Zugfasern läßt sich währenddessen nicht nachweisen, nur eine Zunahme der Dichte der polaren Spindelfaserkomplexe beim Nahen der Tochterchromosomen. Ich nahm daher an³⁾, daß die Verkürzung der Zugfasern mit Substanzabgabe aus ihnen verbunden sei. „So wie diese Fasern bei ihrer Anlage Nukleolarsubstanz für ihr Wachstum verwenden, so geben sie jetzt diese Substanz wieder ab und verkürzen sich damit gleichzeitig. Die aus den Zugfasern tretende, zwischen ihnen sich ansammelnde Nukleolarsubstanz bedingt die zunehmende Tingierbarkeit der polaren Spindelabschnitte, die aus diesem Grunde dichter erscheinen.“ Mit dem Austritt von Nukleolarsubstanz aus den Zugfasern würde auch wohl, so meinte ich, die in manchen Fällen auf diesen Entwicklungsstadien beobachtete Bildung extranuklearer Nukleolen in der Nähe der Spindelpole zusammenhängen, außerdem das Auftreten färbbarer Substanzmassen zwischen den Stützfasern, die sich nach der Äquatorialebene der Teilungsfigur bewegen. Dort dürften diese Substanzmassen weitere Verwendung für die Bildung von Verbindungsfäden und die anzulegende Hautschicht finden. — Der äquatoriale Raum zwischen den auseinanderweichenden Chromosomen erscheint zunächst von nur wenigen Fasern, eben den genannten Stützfasern, durchsetzt. Eine sehr gewöhnliche Einrichtung besteht in der Befestigung der Spindelenden an der Hautschicht der Zelle. Sie enden dort mit einer knopfförmigen Anschwellung. Eine periphere Befestigung von Kinoplasmafasern in sich teilenden und selbst in ruhenden Zellen war schon Wl. Belajeff⁴⁾, W. J. V. Osterhout⁵⁾, D. M. Mottier⁶⁾, B. Němec⁷⁾, H. Mische⁸⁾ aufgefallen. Um die

¹⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., S. 139.

²⁾ Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasma, 1899, S. 252.

³⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., S. 142 ff.

⁴⁾ l. c. Flora, Bd. 79, 1894, S. 433.

⁵⁾ l. c. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 160, 164.

⁶⁾ l. c. Ebenda S. 176, 179.

⁷⁾ l. c. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, 1899, S. 320, 321.

⁸⁾ Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotylen. Bot. Centralbl., Bd. 78, 1899, S. 388, 390.

Hautschicht zu erreichen, strecken sich, wie die beigelegte Figur zeigt, die Spindelenden oft ganz bedeutend (Fig. 18).¹⁾ Erreichen sie die Hautschicht nicht, so sind besondere Einrichtungen getroffen, um

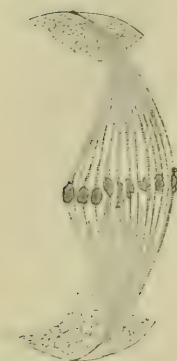


Fig. 18. Anschluß der Spindelenden an die Hautschicht in einer Pollenmutterzelle von *Nymphaea alba*. Nach Strasburger, Über Reduktionsteilung. Spindelbildung usw. 1900.

ihre Befestigung im Innern des Cytoplasmas zu ermöglichen. So endet, wie das schon H. O. Juel²⁾ abgebildet hatte, die Kernspindel in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis* in einer dichten Trophoplasmamasse, die zwischen ihr und der Hautschicht lagert. Ähnlich wie bei *Hemerocallis* dürften sich nach A. Lawson³⁾ die Pollenmutterzellen bei *Cobaea scandens*, nach E. S. Byxbee⁴⁾ bei *Lavatera*, um nur diese Fälle zu nennen, verhalten. Auch extranukleare Stützfasern, die von der Spindel und der Tochterkernanlage in das umgebende Cytoplasma entsandt werden, hatte Mottier⁵⁾ schon gesehen. Den Strahlungen in tierischen Eiern fällt jedenfalls auch die Aufgabe zu, die Teilungsfiguren im Cytoplasma zu befestigen, und nicht minder auffällig macht sich diese Erscheinung auch in den Oogonien von *Fucus* geltend.

In den Vordergrund der karyokinetischen Forschung rückte mit der Mitte der neunziger Jahre, auch auf botanischem Gebiete, die Frage nach dem Bestehen einer Reduktionsteilung. August Weismann hatte auf Grund seiner theoretischen Behandlung der Vererbungsprobleme sie geradezu gefordert und dadurch gewann diese Frage eine prinzipielle Bedeutung. Die in tierischen Spermatocyten und bei der tierischen Eireifung beobachteten karyokinetischen Vorgänge zeigten so auffällige Ähnlichkeiten mit jenen, die das Pflanzenreich in Sporen-, Pollen- und Embryosackmutterzellen darbot, daß eine übereinstimmende Lösung der Aufgabe fast unabweisbar schien. Der Versuch dieser Lösung stieß aber im Tier- wie im Pflanzenreich auf so große Schwierigkeiten, daß er geradezu eine Zeit der Irrungen veranlaßte, in welcher man, je nach Umständen, sich dem erstrebten Ziele näherte oder von ihm entfernte. Vor allem war tat-

¹⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw., S. 146 ff.

²⁾ l. c. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, Taf. VI.

³⁾ Some observations on the Development of the Karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cells of *Cobaea scandens*. Proceed. of the Californ. Acad. of Sc. 3 Ser. Bot., Bd. I No. 5, 1898, S. 169.

⁴⁾ The development of the Karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cells of *Lavatera*. Ebenda, Bd. II No. 2, 1900, S. 63.

⁵⁾ l. c. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Taf. V, Fig. 35—49, 60, 62, 63.

sächlich eine Häufung des Beobachtungsmaterials notwendig, bevor sich eine allgemein gültige Abstraktion aus ihm ergeben konnte. Von diesem Standpunkt aus haben auch manche Veröffentlichungen, die das eigentliche Ziel verfehlten, Stufen dargestellt, die zu seiner Erreichung erstiegen werden mußten.

Auf die botanisch-karyokinetische Forschung wirkten um die nämliche Zeit, wie ein Ferment, die von Wl. Belajeff publizierten Untersuchungen ein, im besonderen sein bereits erwähnter Aufsatz von 1894 „Zur Kenntnis der Karyokinese bei den Pflanzen“. ¹⁾ Wurde durch seine Untersuchungen die Aufgabe auch nicht gelöst, so regten sie doch durch die unabhängige Art der Behandlung des Stoffes und durch ungewohnte Beobachtungsgabe zur Nachprüfung und zur Gewinnung neuer Gesichtspunkte an.

Das eifrige Eingreifen jüngerer amerikanischer, die mikroskopische Technik vollkommen beherrschender Botaniker in die Arbeit steigerte ganz außerordentlich die Fülle des für weitere Abstraktionen notwendigen Materials. ²⁾

Endlich brachte Ende der neunziger Jahre ein umfangreiches Werk von Alfred Fischer über Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung. Ging dieses Buch in seiner Kritik auch oft übers Ziel hinaus, so förderte es andererseits auch Tatsachen, die zur Vorsicht bei der Beurteilung der am fixierten Objekt zur Anschauung kommenden Bilder mahnen mußten. Alfred Fischer gelang es durch Fällung von Eiweißkörpern, aus ihren Lösungen Gebilde zu erzielen, welche Strukturen zeigten, die oft den für Protoplasma beschriebenen sehr ähnlich waren. Es haben tatsächlich manche solche Fällungen die histologischen Schilderungen beeinflußt.

Wie schwierig im besonderen es bis auf den heutigen Tag erscheint, den Aufbau des Cytoplasmas aufzuklären, das beweisen zur Genüge die verschiedenen Ansichten, die noch immer über diesen Bau bestehen und verteidigt werden. Sie lassen sich der Hauptsache nach als die „Gerüsttheorie“, die „Schaum- oder Wabentheorie“, die „Filartheorie“ und die „Granulattheorie“ einander gegenüberstellen. ³⁾

¹⁾ Flora, Bd. 79 S. 431.

²⁾ Es kann hier auf die Literaturzusammenstellungen verwiesen werden, welche in den Arbeiten von Coulter und Chamberlain, *Morphology of Angiosperms*, M. Koernicke, *Der heutige Stand der pflanzl. Zellforschung*, Ber. d. deutschen bot. Gesellsch., 1903, S. (66), und Br. M. Davis, *Studies in the Plant Cell*, *The Americal Naturalist*, 1904 und 1905, leicht zu erlangen sind.

³⁾ Vgl. die Zusammenstellung von O. Hertwig in „Allgemeine Biologie“ 1906, S. 21. Dort auch die zugehörigen Literaturangaben auf S. 55.

Der Gerüsttheorie nach, die von C. Frommann, C. Heitzmann, E. Klein, F. Leydig, Fr. Schmitz u. a. aufgestellt worden ist, erscheint das Cytoplasma schwammartig (spongiös), indem es aus einem sehr feinen Netzwerk von Fibrillen oder Fäserchen besteht, dessen Lücken von Flüssigkeit erfüllt sind. O. Bütschli vertritt dagegen in seiner Schaum- oder Wabentheorie des Protoplasmas die Anschauung, daß der Zelleib ein Waben- und Schaumwerk mit allseitig abgeschlossenen Räumen darstelle. Nach W. Flemmings Ansicht kommt dem Cytoplasma ein Fadenwerk (Filarmasse, Mitom) zu, dessen Zwischenräume mit Interfilarmasse (Paramitom) erfüllt sind. Der R. Altmannschen Granulattheorie zufolge besteht das Cytoplasma aus einer Grundsubstanz mit zahlreich eingelagerten Körnchen. Die Körnchen oder Granula, in denen Altmann Elementarorganismen (Bioblasten) erblickt, liegen entweder isoliert, bald dichter, bald lockerer nebeneinander, oder sie sind in Reihen zu Fäden verbunden.

Alle diese Theorien haben ihre Anhänger und Gegner gefunden. Für eine derselben einzutreten, wäre hier nicht am Platze. Doch könnte man sich vielleicht auf einen ähnlichen Standpunkt wie Kölliker, Flemming, Wilson, Henneguy u. a. stellen und mit ihnen annehmen, daß das Protoplasma sowohl fibrillär, als alveolär, granulär oder auch scheinbar homogen sein könne, daß es ferner, wofür die Beobachtungen von Wilson an Echinodermen-Eiern sprechen, auf bestimmten Phasen der Lebenstätigkeit bestimmte Strukturen vorübergehend anzunehmen vermag.

Zu diesem allem kommen ganz neuerdings die ultramikroskopischen Untersuchungen ¹⁾ des lebenden Protoplasmas hinzu, die neue Einblicke in sein Verhalten möglicherweise eröffnen werden. Doch hierüber wird erst die Zukunft entscheiden.

Auf botanischer Seite ²⁾ hat besonders die Wabentheorie ihre Vertreter gefunden, ohne daß jedoch bisher eine Einigung erzielt worden wäre. Sind doch gerade in neuerer Zeit wieder gegen die Annahme einer wabigen Struktur des lebenden Protoplasmas Einwände erhoben worden ³⁾, denen eine Berechtigung sicher nicht abgesprochen werden darf. — Andererseits läßt die stetige Wiederkehr bestimmter Strukturen in protoplasmatischen Gebilden, so besonders der Kernteilungs-

¹⁾ N. Gaidukov: Über Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes von Siedentopf. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1906, S. 107, und Über die ultramikroskopischen Eigenschaften des Protoplasma, daselbst, S. 192.

²⁾ Vgl. meinen Aufsatz über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung in Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 374.

³⁾ Neben A. Fischer l. c. 1899, K. C. Schneider, Protoplasmastruktur und Bewegung an Protozoen und Pflanzenzellen, 1905; A. Degen, Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Ztg., 1905, I. Abt., S. 40.

figuren, deren Nachweis zum Teil auch am lebenden Objekt gelingt, Zweifel an dem der Fixierung vorausgehenden Bestehen dieser Struktur nicht mehr zu. Das konnte auch Alfred Fischer nicht in Abrede stellen, er zeigt aber ausgesprochene Neigung, die Grenzen zu Ungunsten der histologischen Forscher zu verschieben.¹⁾

Im übrigen dürfte die Geschichte der Härtung und Färbung unserer Präparate, sowie die Theorie der Färbung den Gegenstand einer besonderen Berichterstattung zu bilden haben.

Tatsächlich kamen im wesentlichen bei der histologischen Untersuchung nur noch fixierte Objekte zur Beobachtung. Die Zahl der zu diesem Zwecke verwendeten Flüssigkeiten wuchs ganz bedeutend, doch behaupteten einige besonders die Herrschaft, so die seinerzeit von Flemming empfohlene Chrom-Osmium-Essigsäure. Auch die Flemmingsche dreifache Färbung, eine aufeinanderfolgende Behandlung der Präparate mit Safranin, Gentianaviolett und Orange²⁾, ließ sich dem Bedürfnisse der botanischen Histologie besonders gut anpassen und wurde in ihren Leistungen unter Umständen nur von dem Heidenhainschen Eisenhämatoxylin-Verfahren übertroffen.³⁾ Die meisten Forscher pflegten wohl beide Arten der Behandlung nebeneinander anzuwenden. Zugleich begann auch das Mikrotom in den botanischen Instituten sich einzubürgern und bald standen die pflanzlichen histologischen Präparate den tierischen in keiner Weise mehr nach.

Eine kritische Literaturstudie, wie er sie selber nannte, über „die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes“ veröffentlichte 1896 A. Zimmermann. Das Werk kann auch heute noch zum Nachschlagen empfohlen werden, da es das Wissen damaliger Zeit sehr vollständig zusammenstellt und im speziellen Teile auch das Gebiet der niederen Gewächse umfaßt.

Neue Untersuchungen über heterotypische Kernteilung, die ich im Jahre 1899 abgeschlossen hatte und die in erfreulicher Übereinstimmung standen mit den Ergebnissen der im gleichen Jahre veröffentlichten Arbeiten von L. Guignard⁴⁾ und von V. Grégoire⁵⁾, erweckten den Eindruck, als sei endgültig die Annahme einer Reduktionsteilung beseitigt.

¹⁾ Vgl. E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histolog. Beitr., Heft VI, 1900, S. 5.

²⁾ Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891, S. 249 u. 685, und E. Strasburger, Das botanische Praktikum, IV. Aufl., 1902, S. 68.

³⁾ Zu vergleichen im botanischen Praktikum, S. 70.

⁴⁾ Le développement du pollen et la reduction chromatique dans le *Naias major*. Arch. d'anat. microscopique, Bd. II, 1899, S. 455.

⁵⁾ Les cinèses polliniques chez les Liliacées, in der Revue „La Cellule“, Bd. XVI, 1899, S. 235.

Ich gab dieser Vorstellung Ausdruck in einer umfangreicheren Arbeit¹⁾, welche auch dem veränderten Zustande auf karyokinetischem Gebiete, den die letzte Zeit geschaffen hatte, Rechnung tragen sollte. Nicht um diese meine Arbeit zu bevorzugen, sondern wiederum nur, weil sie ein zusammenfassendes Bild der uns beschäftigenden Probleme zu Anfang dieses Jahrhunderts entwirft, gehe ich auf ihren Inhalt ein.

Da stellte ich denn, in Übereinstimmung mit L. Guignard und V. Grégoire fest, daß in den Pollenmutterzellen der Kernfaden vor seiner Segmentierung eine Längsspaltung erfahre und daß nach erfolgter Segmentierung, die eine halbe Zahl von Chromosomen liefert, in jeder Längshälfte der Chromosomen sich die Längsspaltung wiederholt. Die Produkte der ersten Längsspaltung, die sich alsbald voneinander trennen, treten, zu Paaren vereinigt, in die Bildung der Kernplatte ein. Dann weichen sie nach den Polen der Kernspindel auseinander, wobei ihre beiden Längshälften sich mehr oder weniger stark sondern und so auch zur Bildung solcher Doppelsterne Veranlassung geben können, wie sie früheren Forschern bei Anlage der Tochterkerne auffielen. In den Teilungsprophasen der Tochterkerne stellen sich die Längshälften jedes Tochterchromosoms in Paaren wieder ein und gelangen als solche in die Kernspindel. Eine neue Längsspaltung wird nicht ausgeführt, vielmehr die in den Prophasen des ersten Teilungsschrittes schon vorbereitete für die Bildung der Paare verwertet. Darauf folge die Verteilung der Chromosomen auf die Enkelkerne. Das Ergebnis dieser Untersuchungen, das sich auch mit jenem einer etwas älteren Veröffentlichung von F. Meves²⁾ über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa* deckte, war also dahin zusammenzufassen, daß bei den in Betracht kommenden Vorgängen, trotz ihrer Eigenart, nur Äquationsteilungen sich vollziehen. Eine Trennung ganzer Chromosomen gelang es nicht nachzuweisen; die Reduktion ihrer Zahl erschien nur als Folge der Segmentierung des Kernfadens in die halbe Chromosomenzahl; die Eigenart der beiden Teilungen offenbarte sich vor allem in der Vorbereitung der für den zweiten Teilungsschritt bestimmten Längsspaltung schon in den Prophasen der ersten Teilung. Die heterotypische und die homöotypische Teilung wurden so in erklärlicher Weise eng aneinander geknüpft.

Die auffällige Übereinstimmung der Ergebnisse, die für diese eigenartigen Teilungsvorgänge gewonnen war, brachte, so nahm man jetzt an, die endliche Überwindung aller Beobachtungswidersprüche. Trotzdem sollten die scheinbar einleuchtenden Schlüsse, die aus den

¹⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Hist. Beitr., Heft VI. 1900.

²⁾ Archiv f. mikr. Anat., Bd. 48, 1896, S. 43.

Beobachtungen gezogen wurden, nicht für lange bindend bleiben, da es sich alsbald zeigte, daß die erste Längsspaltung der Chromosomen in der heterotypischen Teilung einen anderen noch ungeahnten Vorgang verbarg.

Die Frage nach kurzer Zeit wieder aufzurollen, zwangen die Beobachter vor allem die auf dem Gebiete der Vererbungslehre sich vollziehenden Fortschritte der Erkenntnis. Die an Nachkommen von Hybriden angestellten Beobachtungen, in welchen die unbeachtet gebliebenen, von Gregor Mendel¹⁾ einst entdeckten Spaltungsregeln der Merkmale ihre Bestätigung und Erweiterung fanden, ließen sich von Äquationsteilungen bei der Bildung der Geschlechtsprodukte nicht ableiten. Sie verlangten fast gebieterisch ungleiche Teilungsprodukte, also Reduktionsteilungen, um auf stofflicher Grundlage begreiflich zu werden. Zu ähnlichen Vorstellungen drängte gleichzeitig die von Th. Boveri besonders entwickelte Theorie der Chromosomenindividualität hin.²⁾ Dann kamen die Angaben amerikanischer Zoologen, zuerst von T. H. Montgomery³⁾, der 1901 den Gedanken aussprach, daß in den Keimzellen (Germ-Cells) der Metazoen eine Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen sich vollziehe und zwar auf einem auffälligen Stadium der Zusammenballung des Inhalts des Mutterkerns, die J. E. S. Moore⁴⁾ als Synapsis bezeichnet hatte.

Im Jahre 1904⁵⁾ glaubte ich nun in der Tat ein Objekt gefunden zu haben, das eine Reduktionsteilung im primären Kerne seiner Pollenmutterzellen ausführe, nämlich *Galtonia candicans*. Ich verallgemeinerte das Ergebnis, um es auf alle Gonotokonten, wie ich nunmehr mit J. P. Lotsy⁶⁾, die primären Spermatocyten, Oocyten und Sporenmutterzellen zusammenfassend, nennen wollte, zu übertragen. Waren die Schlußfolgerungen auch richtig, so trübte sie doch ein Beobachtungsfehler, den die weitere Fortführung der Untersuchung erst beseitigen sollte. Der Beobachtungsfehler an sich bildete tatsächlich einen Rückschritt gegen die übereinstimmend gewonnene Erkenntnis, welcher meine Veröffentlichung vom Jahre 1900 Ausdruck verliehen hatte, er führte auf die frühere Vorstellung einer

¹⁾ Versuche über Pflanzenhybriden. Verhandl. des naturwiss. Ver. in Brünn, Bd. IV, erschienen 1866.

²⁾ Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. 1904.

³⁾ Trans. Amer. Phil. Soc., Bd. XX. 1901.

⁴⁾ On the Essential Similarity of the Process of Chromosome Reduction in Animals and Plants. Ann. of Bot., Bd. IX, 1895, S. 435.

⁵⁾ Über Reduktionsteilung. Stzber. d. Berl. Akad. d. Wiss., phys.-math. Kl. Bd. XVIII, 1904, S. 587.

⁶⁾ Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen nach der numerischen Reduktion. Flora. Bd. 93, 1904, S. 69.

Entstehung der Doppelstäbchen des ersten Teilungsschrittes durch Faltung zurück. Inzwischen hatte die Erforschung zunächst tierischer Gonotokonten einige jüngere Forscher auf den, wie man jetzt wohl annehmen darf, richtigen Weg geleitet. Anfangs schüchtern, dann immer bestimmter wurde die Ansicht laut, daß die erste Längsspaltung der Chromosomen in der heterotypischen Teilung in Wirklichkeit nur die Trennung von Chromosomen bedeute, die auf einem früheren Stadium sich zusammengefügt hätten. Die Arbeiten von Hans von Winiwarter¹⁾, von F. A. Janssen und R. Dumez²⁾, von H. Schönfeld³⁾, von A. und K. E. Schreiner⁴⁾ folgten aufeinander und ihnen schlossen sich mit bestimmterer Fassung und eingehenderer Begründung die botanischen von V. Grégoire⁵⁾ und Jules Berghs⁶⁾ an. Von nicht geringer Bedeutung für ein Gebiet von so schwieriger Erforschung, auf welchem die vorhandenen Hindernisse immer neue Widersprüche zeitigten, war es, daß auch von noch anderer Seite völlig unabhängig und gleichzeitig dieselbe Lösung des Problems dargeboten wurde. Bei der Eigenartigkeit des geschilderten Vorgangs wiegt diese Übereinstimmung schwer, da sie durch Zufall nur schwerlich veranlaßt sein konnte. Die Arbeit rührte von Charles E. Allen her und zwar war sie an dem so oft schon untersuchten Objekte, den Pollenmutterzellen einer Lilium-Art, ausgeführt.⁷⁾ Eine weitere Bestätigung aller dieser Angaben brachte dann für das Selachierei J. Maréchal⁸⁾ und für andere Pollenmutterzellen, als die eben genannten, O. Rosenberg.⁹⁾

Währenddessen wurden auch die Untersuchungen im Bonner botanischen Institut fortgesetzt durch K. Miyake, J. B. Overton, Charles E. Allen und mich. Das Ergebnis dieser gemeinsamen

¹⁾ Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Lapin et Homme). Archives de Biol., Bd. XVII, 1900, S. 90.

²⁾ L'élément nucléinien pendant les cinèses de maturation des spermatocytes chez Batrachoseps attenuatus et Pletodon cinereus. „La Cellule“, Bd. XX, 1903, S. 421.

³⁾ La Spermatogenèse chez le tureau et chez les Mammifères en général. Archives de Biol., Bd. XVIII, 1902, S. 38.

⁴⁾ Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904, S. 561.

⁵⁾ La Réduction numérique des Chromosomes et les cinèses de la maturation. „La Cellule“, Bd. XXI, 1904, S. 307.

⁶⁾ La Formation des Chromosomes hétérotypiques dans la Sporogénèse végétale. „La Cellule“, Bd. XXI, 1904, S. 383 u. Bd. XXII, 1904, S. 43.

⁷⁾ Chromosome Reduktion in Lilium canadense. Bot. Gaz., Bd. 37, 1904, S. 464, und Nuclear Division in the Pollen Mother-cells of Lilium canadense. Ann. of Bot., Bd. XIX, 1905, S. 189.

⁸⁾ Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat. Anz., Bd. XXV, 1904, S. 383.

⁹⁾ Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen. Botan. Notiser für år 1905, Häftet 1 a.

Arbeit kam als „Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage“ im Frühjahr 1905 zur Veröffentlichung.¹⁾ Charles E. Allen berichtete im besonderen über das Verhalten der Kernsubstanz während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*, Kiichi Miyake über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen, James Bertram Overton über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen, während ich mit „Typische und allotypische Kernteilung“ den Anfang machte. Unter typischer Teilung verstand ich dabei den gewohnten Kernteilungsvorgang, wie er in den Gewebezellen sich abspielt, unter allotypischer Teilung die beiden zusammengehörenden Teilungen: die heterotypische und die homöotypische, in den Gonotokonten. Annähernd zu gleicher Zeit schlugen J. Bretland Farmer und J. E. S. Moore vor, diese beiden Teilungen als *Maiosis* zusammenzufassen.²⁾ Ganz neuerdings möchte V. Grégoire sie *Tetradogenese* nennen, die Gonotokonten als *Heterocyten*, die aus ihnen hervorgehenden beiden Zellen als *Homöocyten* bezeichnen.³⁾

Für die einzelnen Phasen des Kernteilungsvorgangs benutzten wir in unserer gemeinschaftlichen Arbeit die inzwischen eingebürgerten Ausdrücke Prophasen, Metaphasen, Anaphasen und Telophasen; der Zustand der Zusammenballung in der Prophase, der zu besonderer Bedeutung jetzt heranwuchs, den J. E. S. Moore⁴⁾ daher mit Recht als für heterotypische Kernteilung charakteristisch hervorgehoben hatte, wurde mit ihm als *Synapsis* bezeichnet; weiter erwies es sich als erwünscht, die V. Häckersche⁵⁾ Benennung *Diakinese* für jenen späteren Zustand der Prophase der heterotypischen Teilung zu adoptieren, der die gesonderten Chromosomenpaare an der Kernwandung verteilt zeigt. Mit dieser Nomenklatur kamen wir aus, und es scheint mir, daß auch andere damit auskommen könnten. Die dauernde Vermehrung der Termini, wie sie auf karyokinetischem Gebiete anhält, erschwert nur die gegenseitige Verständigung, statt sie zu fördern, da es schließlich unmöglich wird, die Bedeutung so vieler Kunstausdrücke sich gleichzeitig zu vergegenwärtigen.

Eine Schilderung der heterotypischen Kernteilung muß sich hier auf die prägnanten Punkte beschränken (vgl. dabei die Fig. 19). Der

¹⁾ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 1.

²⁾ On the *Maiotic* [richtiger *meiotic*, vgl. M. Koernicke, Bot. Ztg., 1905, Sp. 293] Phase (Reduction Divisions) in Animals and Plants. Quaterly Journal of Micr. Science, Bd. 48, 1905, S. 489.

³⁾ Les Résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux Règnes (Premier Mémoire). „La Cellule“, Bd. XXII, 1905, S. 225 u. 226.

⁴⁾ On the essential similarity of the Process of Chromosome Reduction in Animals and Plants. Ann. of Bot., Bd. IX, 1895, S. 435.

⁵⁾ Biolog. Centralbl., Bd. XVII, 1897, S. 701, und Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, 1898, S. 101, 104.

Vorgang beginnt mit einer Sonderung der Chromosomen, welche alsdann oft als paarige Gebilde sich schwer erkennen lassen. Dann folgt

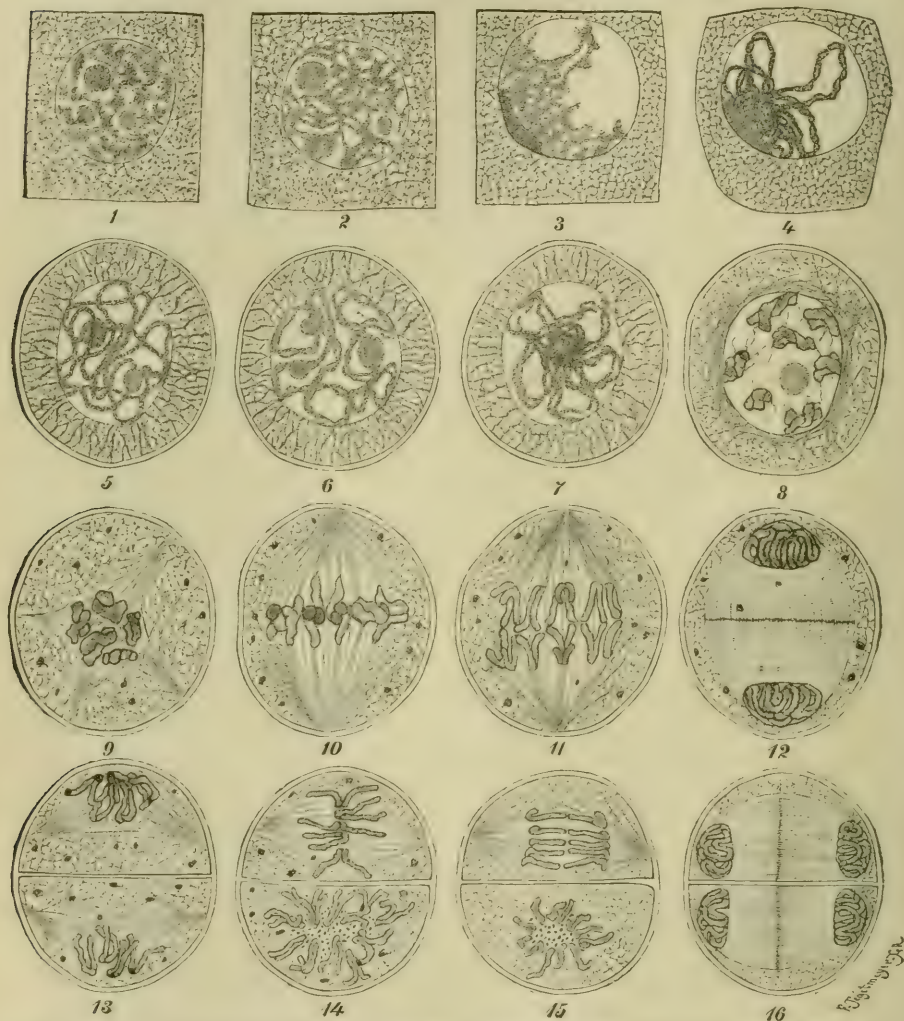


Fig. 19. Pollenmutterzellen einer Lilie in Teilung, etwas schematisiert. 1 Mutter-Zelle mit ruhendem Kern. 2 Die Sonderung der Chromosomen. 3 Synapsis. 4 Doppelfäden in Verschmelzung begriffen. 5 Der aus den verschmolzenen Doppelfäden entstandene, einen scheinbar einfachen Faden zeigende Knäuel. 6 Wiedererfolgende Trennung der Fäden; der Knäuel noch unsegmentiert. 7 Der Knäuel quer segmentiert, Doppelchromosomen. 8 Diakinese. 9 Multipolare Spindelanlage. 10 Mutterkernspindel, die Kernplatte von Doppelchromosomen gebildet. 11 Reduktionsteilung; die auseinanderweichenden Chromosomen eine teilweise Trennung ihrer Längshälften zeigend. 12 Anlage der Tochterkerne. 13 Die Längshälften der Chromosomen (Tochterchromosomen) werden zu Paaren verbunden in die Kernspindeln eingereiht. 14 Tochterkernspindeln. 15 Auseinanderweichen der Tochterchromosomen. 16 Anlagen der Enkelkerne. Vergr. ca. 800. E. Strasburger, im Bonner Lehrbuch, VIII. Aufl., 1906.

eine Zusammenballung des gesamten Kerngerüsts zum synaptischen Knäuel. Aus diesem pflegt das Kernkörperchen seitlich herausgedrängt zu werden. Hierauf beginnen sich aus dem Knäuel Schlingen dünner Doppelfäden auszuspinnen, die ihre doppelte Natur entweder deutlich verraten oder sie infolge bereits vollzogener gegenseitiger Verschmelzungen mehr oder weniger verbergen. Diese Fäden weisen annähernd gleichgroße Chromatinscheibchen auf, die durch Linin verbunden sind und in regelmäßigen Abständen aufeinander folgen. Die beiden Fäden in jeder Schlinge verschmelzen schließlich, wobei die gegenüberliegenden Chromatinscheibchen sich vereinigen. Der einfach gewordene Kernfaden beginnt sich dann zu verkürzen und seine Schlingen meist auf einen Mittelpunkt hin zu centrieren. Hierauf wird eine Spaltung des Fadens sichtbar, die als seine erste Längsspaltung gedeutet wurde, die man aber nunmehr für die Aufhebung der zuvor erfolgten Vereinigung erklärt. Jede Chromatinscheibe wird hiermit wieder in zwei Scheiben zerlegt. Jetzt vollzieht sich auch eine Quersegmentierung des Kernfadens in eine der halben Chromosomenzahl entsprechende Anzahl von Abschnitten. Die Längshälften eines jeden dieser Abschnitte trennen sich sofort voneinander, entgegen dem Verhalten jener Längshälften, die bei typischer Kernteilung aus der wirklichen Längsspaltung der Chromosomen hervorgehen. Dieser Unterschied war seinerzeit Flemming¹⁾ schon aufgefallen, als er die heterotypische Teilung in den Spermatocyten von Salamandra studierte; er wurde von V. Häcker²⁾ gebührend hervorgehoben und von V. Grégoire³⁾ neuerdings wieder besonders als solcher betont. Nach ihrer Trennung bleiben aber die zu je einem Paare gehörenden Chromosomen in gegenseitiger Berührung, wobei sie diese oder jene Figur miteinander bilden, oft sich auch umwinden. Auf diesem Zustand läßt sich jene Längsspaltung in den Chromosomen nachweisen, die man seinerzeit als zweite Längsspaltung gedeutet hat. Sie wurde zuerst 1896 von Ethel Sargent⁴⁾ wahrgenommen. Diese Spaltung, die eine wirkliche Längsspaltung, und zwar nach der nunmehrigen Auffassung die erste, ist, führt nicht zur Trennung der Spaltungshälften, sie pflegt sogar zeitweise fast unkenntlich zu werden. In manchen Fällen, so bei Galtonia, Tradescantia, weichen die beiden zu einem Paare gehörenden Chromosomen so weit auseinander, daß

¹⁾ Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887, S. 405.

²⁾ Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. XVII, 1897, S. 698.

³⁾ La réduction numérique des Chromosomes et les cinèses de maturation. „La Cellule“, Bd. XXI, 1904, S. 308.

⁴⁾ The Formation of the Sexual Nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Bot., Bd. X, 1896, S. 461, Taf. XXIII, Fig. 18, 19a. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot., Bd. XI, 1897, S. 202, Taf. X, Fig. 9a.

sie sich nur noch mit einem Ende berühren. Die so auseinandergelegten Paare vereinigen sich ihrerseits an den Enden und bilden mehr oder weniger fortlaufende Ketten. In den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* hält solche Kettenbildung bis zur Kernplattenbildung an. Für gewöhnlich verteilen sich aber die Paare, nachdem sie einen bestimmten Grad der Verkürzung und Verdickung erlangt haben, an der Kernwandung, wodurch das für die heterotypische Teilung bezeichnende Stadium der Diakinese zustande kommt. In den besonderen Fällen, wo Kettenbildung vorliegt, suchen sie eben aneinander die Stütze, die sie sonst an der Kernwandung finden.

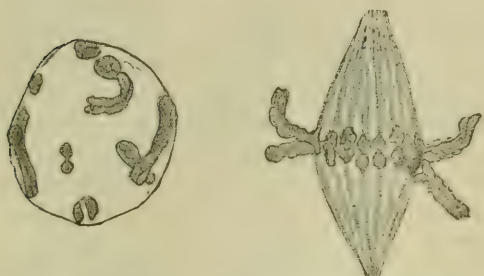


Fig. 20. Mutterkerne der Pollenmutterzellen von *Funkia Sieboldiana*. Links in Diakinese. Rechts im Augenblick der Reduktionsteilung. In beiden Figuren ist die verschiedene Größe der Chromosomen auffällig und nicht minder deutlich, daß die zu je einem Paar vereinigten Chromosomen gleich groß sind. Nach Kiichi Miyake, 1905. Vergr. ca. 1300.

Wie schon meine früheren und nunmehr auch diese unsere neueste Untersuchung lehren, ist eine konstante Verschiedenheit in der Größe der in den Kernen vereinigten Chromosomen bei den Pflanzen durchaus keine seltene Erscheinung. Sie wurde auch schon von Guignard¹⁾ in den Pollenmutterzellen und in der Antherenwandung von *Najas major* und von O. Rosenberg²⁾ in Pollenmutterzellen von Orchideen konstatiert. Im Zustand der

Diakinese kann es nun, bei einigermaßen bedeutender Verschiedenheit in der Größe der Chromosomen, nicht unbemerkt bleiben, daß stets je zwei gleich große und auch sonst einander entsprechende Chromosomen, zu einem Paare verbunden sind (Fig. 20). Ein ganz entsprechendes Verhalten der Chromosomen war zuerst Thos. H. Montgomery³⁾ und Walter J. Sutton⁴⁾ in den Gonotokonten von Insekten aufgefallen (Fig. 21). Eben diese Erscheinung bedingte Montgomerys Annahme, daß von je zwei vereinigten gleich großen Chromosomen das eine vom Vater, das andere von der Mutter stamme.

¹⁾ Arch. d'Anat. micr., Bd. II, 1899, S. 465—467.

²⁾ Botaniska Notiser, 1905, S. 5 u. a. m.

³⁾ A study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Trans. Phil. Soc., Bd. XX, 1901, und Some Observations and considerations upon the maturation phenomena of the Germ Cells. Biol. Bull., Bd. VI, 1904, S. 137.

⁴⁾ On the Morphology of the Chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., Bd. IV, 1902, S. 24. The Chromosomes in Heredity. Biol. Bull., Bd. IV, 1903, S. 231.

In gleicher Weise wurden diese Beobachtungen von Th. Boveri¹⁾ verwertet, die ihm nur die Bestätigung der Ergebnisse seiner Versuche brachten, die gezeigt hatten, daß die einzelnen Chromosomen in den Kernen des Seeigelkeims physiologisch ungleichwertig seien.

In der Diakinese lassen sich Abzählungen der Chromosomen am leichtesten vornehmen. Sie ergeben für die Paare die reduzierte Zahl, da aber in jedem Paar tatsächlich zwei ganze

Chromosomen vertreten sind, so geht daraus hervor, daß eine Reduktion der Chromosomenzahl in Wirklichkeit nicht stattfand.

Hierauf werden die Paare durch die Spindelfasern zur Kernplatte angeordnet, wobei die eine Hälfte der Chromosomen nach dem einen, die andere nach dem anderen Pol zu liegen kommt. Es läßt sich mit größter Wahrscheinlichkeit behaupten, daß die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Pole nicht vorbestimmt ist, daß jedes Paar in zwei entgegengesetzte Lagen innerhalb der Spindel gelangen kann, und daß somit, falls jedes Paar aus einem väterlichen und einem mütterlichen Chromosom besteht, die Zahl der väterlichen und mütterlichen Chromosomen, die auf derselben Seite der Kernplatte liegen, innerhalb aller möglichen Verschiedenheiten sich bewegt.

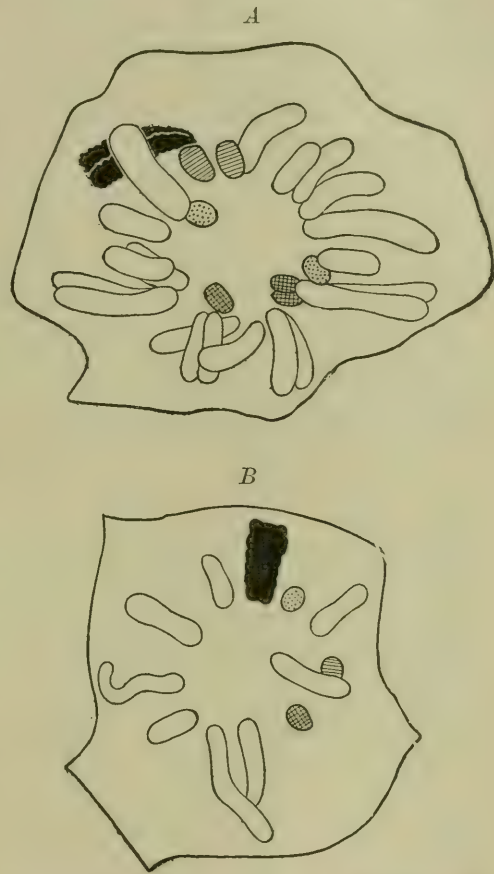


Fig. 21. A Spermatocyte von *Brachystola* mit verschiedenen großen Chromosomen, von welchen immer die gleich großen gepaart erscheinen. B Spermatocyte zweiter Ordnung von *Brachystola*; die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert. Nach W. S. Sutton.

¹⁾ Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, 1904, S. 71 ff.

Die jetzt eintretende Metaphase führt die zu Paaren vereinigten Chromosomen auseinander. So wird tatsächlich dann erst die Reduktion der Chromosomenzahl vollzogen, denn jedem Tochterkerne fällt nur die Hälfte der vorhandenen Chromosomen zu. Die Vereinigung der einander entsprechenden väterlichen und mütterlichen Abkömmlinge zu Paaren sichert aber jedem Tochterkern je ein Chromosom von jeder Art, also die Vollzahl aller Merkmale. — Während der Anaphasen, welche mit dem Augenblick sich einstellen, wo die Chromosomen der Paare auseinander zu weichen beginnen, pflegt ihre Längsspaltung, die schon in der Prophase vollzogen war, mehr oder weniger deutlich wieder vorzutreten. Sie führt jetzt auch zu einer Trennung der Längshälften, die aber bei den einzelnen Objekten nicht gleich weit fortschreitet und daher auch zur Ausbildung verschieden aussehender, oft charakteristischer Figuren führt. — Während der Telophasen vollzieht sich hierauf die Ausbildung der Tochterkerne, in welchen meist unmittelbar die Prophasen der homöotypischen Teilung einsetzen, die in der früher schon geschilderten Weise die Verteilung der im ersten Teilungsschritt vorbereiteten Tochterchromosomen auf die Enkelkerne bewirken.

Das ist so annähernd das Ergebnis der letzten Studien über allotypische Kernteilung, das ich hier in allgemeinen Zügen wiederzugeben suchte. Ich mußte dabei, entsprechend der Aufgabe, welche dieser historische Überblick sich stellt, mich auf das äußerste Maß einschränken. Weniger noch als alle botanischen Arbeiten, welche dem heutigen Zustand vorausgingen und ihn vorbereitet haben, konnten verdienstliche zoologische Leistungen dabei erörtert werden. Letztere haben eine Literatur aufzuweisen, deren Umfang noch weit über jene der botanischen Histologie hinausgeht. Die so entstandene Lücke läßt sich aber für jeden, der sie als solche empfindet, ausfüllen durch die zuvor schon zitierte eingehende Zusammenstellung, die V. Grégoire in seinen „Résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes“ bringt.¹⁾ Der zunächst erschienene erste Teil, der nur die Hälfte der Aufgabe umfaßt, füllt nicht weniger als 153 Quartseiten; danach ist der Umfang der gesamten Literatur, die ich andernfalls hier bewältigen müßte, zu ermessen. Doch fühle ich mich zum mindesten hier noch verpflichtet, auf die Verdienste, die sich V. Häcker als Vorkämpfer der Reduktionsteilung über die zoologischen Kreise hinaus, durch seine diesbezüglichen Arbeiten und die Zusammenstellung in seiner 1899 erschienenen Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, erwarb, hinzuweisen.

Daß andererseits der jetzt erreichte Abschluß der Bemühungen auf dem Gebiete der Reduktionsteilung noch nicht das Ende aller

¹⁾ La Cellule, Bd. XXII, 1905, S. 122.

Arbeit bedeutet, braucht für jeden Einsichtsvollen nicht erst hervor-gehoben zu werden. Kontroversen stehen sicher noch bevor. So veröffentlichten ganz vor kurzem J. B. Farmer und J. E. S. Moore ¹⁾, so wie ersterer und Dorothy Shove ²⁾ Arbeiten, in welchen sie weiter, in pflanzlichen wie in tierischen Gonotokonten, die Bildung der Doppelsegmente der heterotypischen Kernteilung auf Faltung zurückführen. Dessenungeachtet treten sie für eine Reduktionsteilung ein, weil sie eine Querteilung der Falten annehmen und die so getrennten Segmente, nicht aber Längshälften von Segmenten auf die Tochterkerne übergehen lassen. Eine weitere ebenso lautende Arbeit, die den Vorgang bei Säugetieren schildert, erscheint soeben von J. E. Moore und C. E. Walker ³⁾ und ähnlich lauten auch die Angaben von John H. Schaffner ⁴⁾, während Paul Lerat ⁵⁾ die Teilungsfrage für die Oogenese und Spermatogenese von *Cyclops strenuus*, F. A. Janssens ⁶⁾ für die männlichen „Auxocyten“ von *Batrachoseps attenuatus* im Sinne der Louvainschen Schule wieder lösen und so auch A. und K. E. Schreiner ⁷⁾ wie schon früher, doch noch weit eingehender den Vorgang der paarweisen Vereinigung homologer Chromosomen bei einem polychäten Ringelwurm, *Temopteris onisciformis* schildern.

Die Wiederaufnahme der auf die Reduktionsteilung bezüglichen Untersuchungen wurde für mich Veranlassung, auch die Vorgänge der typischen Teilung einer neuen Prüfung zu unterziehen. Die neuen Einblicke in das Wesen der Reduktionsteilung mußten auch für die typische Kernteilung neue Gesichtspunkte eröffnen, außerdem regten bestimmte Angaben der letzten Zeit, im Besonderen Arbeiten von V. Grégoire und seinen Schülern, zur Nachprüfung an.

Die Wahl der Untersuchungsobjekte selbst wurde hier durch die der Reduktionsteilung abgewonnenen Gesichtspunkte bestimmt. Sie fiel auf Pflanzen, die ungleich große Chromosomen in ihren Gonoto-

¹⁾ On the maiotic Phase (Reduction divisions) in Animals and Plants. The Quarterley Journal of Microscopical Science, Bd. 48, 1905, S. 489.

²⁾ On the Structure and Development of the somatic and heterotype Chromosomes of *Tradescantia virginica*. Ebenda, S. 559.

³⁾ The maiotic Process in Mammalia. The Thompson Yates and Johnston Laboratories Report, Bd. VII, 1906, S. 75.

⁴⁾ Chromosome Reduction in the Microsporocytes of *Lilium tigrinum*. Bot. Gaz., Bd. 41, 1906, S. 183.

⁵⁾ Les phénomènes de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du *Cyclops strenuus*. „La Cellule“, Bd. XXII, 1905, S. 163.

⁶⁾ Évolution des Auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*. „La Cellule“, Bd. XXII, 1905, S. 379.

⁷⁾ Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Arch. d. Biologie, Bd. XXII, 1906, S. 1.

konten führen. Es fragte sich, ob ähnliche Größenbeziehungen der Chromosomen auch in den Geweben der dem Befruchtungsvorgang entstammenden Generation dieser Pflanzen nachweisbar sind, und ob nicht dort auch Chromosomen gleicher Größe erkennbare Beziehungen zueinander verraten, aus denen auf den Grad sich schließen ließe, den die Vereinigung der Geschlechtskerne nach der Befruchtung erreicht. Bestimmte Beobachtungen von Ed. van Beneden¹⁾, von I. Rückert, V. Häcker, Edwin G. Conklin²⁾, hatten zu dem Ergebnis geführt, daß bei *Ascaris*, gewissen Krebstieren und Schnecken die im Keimkern bei der Befruchtung vereinigten Kerne ihre Selbständigkeit in seinen Teilungsprodukten bewahren. Häcker³⁾ suchte diese Befunde zu ver-

allgemeinern und auch auf das Pflanzenreich auszudehnen. Daraus müßte weiter folgen, daß die homologen Chromosomen sich erst in den Gonotokonten der betreffenden Organismen während der Prophasen der Reduktionsteilung aufsuchen, um sich zu paaren. Meine Untersuchung der Gewebeskern von *Galtonia* und von *Funkia* lehrten vor allem, daß auch den Gewebeskernen dieser Pflanzen ungleich große Chromosomen zukommen (Fig. 22, A u. B).

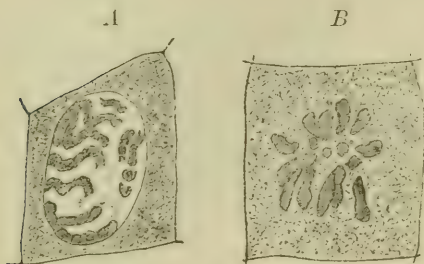


Fig. 22. Ungleich große Chromosomen in Gewebekernen: A von *Funkia Sieboldiana*, B von *Galtonia candicans*. Vergr. 1500. Aus E. Strasburger, Die stofflichen Grundlagen der Vererbung. 1905.

Weiter stellte sich heraus, daß die gleich großen Chromosomen paarweise genähert sich in den Prophasen der Teilungen aus dem Gerüstwerke des Kernes heraussondern. Ist auch das Gebiet der Erfahrungen hier noch sehr beschränkt, so läßt es doch bereits die Annahme nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß die Vereinigung der Geschlechtskerne in den Kernen der neuen Generation eine so innige wird, daß die homologen Chromosomen des Vaters und der Mutter in gegenseitige Nähe gelangen. — Daß dies nicht immer schon beim ersten Teilungsschritt des Keimkernes zu geschehen braucht, lehren die Angaben von Margaret C. Ferguson⁴⁾, welche im Cytoplasma der Eier von *Pinus Strobus* die ersten Teilungsschritte des Keimkernes sich mit deutlicher Sonderung der beiden ihn bildenden Geschlechtskerne voll-

¹⁾ Recherches sur la maturation de l'oeuf l. c. S. 314.

²⁾ Die näheren Literaturangaben bei Th. Boveri, Ergebnisse etc., S. 58.

³⁾ Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernauteile, 1902, S. 25, 57 ff.

⁴⁾ Contributions to the knowledge of the life history of *Pinus* etc. Proceed. Wash. Acad. of Sc., Bd. VI, 1904, S. 121, 123, 125.

ziehen sah. So mögen auch in den Keimbahnen bestimmter Tiere — auf diese lassen sich zum mindesten die bisherigen Angaben einschränken — die beiden konstituierenden Kerne es nicht zu einer vollkommenen Vereinigung bringen. Fälle besonderer Art aus der Abteilung der Pilze wären hinzuzufügen, wo, wie es scheint, die Befruchtung durch eine anderweitige Vereinigung von zwei Kernen der einfach chromosomigen Generation ersetzt wurde und diese nun, infolge schwacher Affinität, getrennt durch die doppelchromosomige Generation hindurchgehen.¹⁾

Über eine Erscheinung, die wiederholt schon den Forschern aufgefallen war, ließ sich in den Kernen von *Galtonia* und *Funkia* auch Klarheit gewinnen. Die Kerne weisen oft nicht die erwartete Zahl von Chromosomen auf. Solange die Individualitätslehre der Chromosomen nicht aufgestellt war, trug man kein Bedenken, in Gewebszellen mit zu kleiner Chromosomenzahl einfach den Schwund einzelner Chromosomen anzunehmen. In den Kernen embryonaler Gewebe von *Galtonia* und *Funkia* ist aber bestimmt die volle Zahl der Chromosomen vorhanden und wird nur dadurch verdeckt, daß einzelne Chromosomen zusammenhängend aus dem Gerüst sich sonderten. Ob in älteren Geweben nicht durch unvollkommen sich vollziehende Kernteilungen die Zahl der Chromosomen heruntergesetzt werden kann, müssen spätere Untersuchungen lehren. Daß solches in pathologischen Geweben möglich sei, darauf weisen im besonderen die neueren Carcinomforschungen hin.²⁾

In einer 1903 von V. Grégoire und A. Wygaerts veröffentlichten Arbeit³⁾ wurde in besonders eingehender Art der Nachweis geführt, daß in den Telophasen der typischen wie der allotypischen Teilungen eine Verschmelzung der Chromosomenenden zu einem zusammenhängenden Kernfaden nicht erfolgt. Sie finden vielmehr, daß die Chromosomen sich zunächst an den Spindelpolen bis zu gegenseitiger Berührung einander nähern, dann wieder sich voneinander zu entfernen beginnen, wobei Brücken zwischen ihnen ausgesponnen werden. Die Chromosomen selbst beginnen hierauf sich zu vakuoli-

¹⁾ Das Nähere hierzu und die Literatur in meinem Aufsatz *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLII, 1905, S. 22 ff.

²⁾ J. B. Farmer, J. E. S. Moore and C. E. Walker, On the Resemblances exhibited between the Cells of malignant growth in Man and those of normal reproductive tissues. *Proceed. of the Roy. Soc.* Vol. 72, 1903, S. 499. Dagegen D. von Hanse mann, Über Kernteilungsfiguren in bösartigen Geschwülsten. *Biol. Centralbl.*, Bd. XXIV, 1904, S. 189. Die weiteren zahlreichen Arbeiten finden sich S. 83 zitiert.

³⁾ La reconstitution du noyau et la Formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. 1. Racines de *Trillium grandiflorum* et télophase homoeotypique dans le *Trillium cernuum*. „*La Cellule*“, Bd. XXI, 1903, S. 7.

sieren und in wabige Gebilde zu verwandeln. So käme der wabig-netzartige Bau des ruhenden Kernes zustande (vgl. Fig. 23). In inhaltsarmen Kernen, die hierauf ein Schüler V. Grégoires, Thomaz Martins Mano¹⁾, in einigen Wurzelspitzen untersuchte, kommt es nicht zu einer gleichförmigen Ausgestaltung des Gerüstwerkes des Kernes, es blieben vielmehr dichtere Abschnitte in diesem kenntlich, die durch inhaltsarme Zwischenräume getrennt werden, in welchen nur einzelne Fäden verlaufen. Wenn solche dichtere Stellen im ruhenden Kern sich markieren, kann somit ihre Zahl sehr wohl jener der vorhandenen Chromosomen entsprechen. Hieraus erklärt sich die Angabe von O. Rosenberg²⁾, daß im Gerüstwerk ruhender Kerne von *Capsella Bursa pastoris*, *Zostera*, *Calendula* „ziemlich gleich

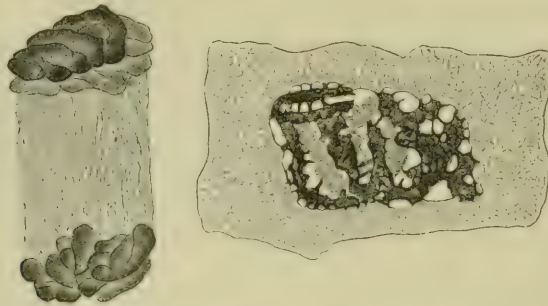


Fig. 23. Rekonstitution der Tochterkerne. Nach V. Grégoire und A. Wygaerts, *La reconstitution du noyau*. 1903.

große Körner“ verteilt sind, deren Zahl mit jener der in den Mitosen auftretenden Chromosomen sich decke.

Bei völlig gleichmäßiger Ausgestaltung der „Karyoplasten“, wie ich den Körper des Kernes, mit Ausschluß der Wandung, nach dem Muster von Protoplast und Cytoplast für Zellkörper, zu nennen vorschlug³⁾, hört die Grenze der einzelnen Chromosomen auf, unterscheidbar zu werden. Daß die Chromosomen trotzdem ihre Individualität nicht einbüßen, vielmehr nur aneinandergefügt sind, geht aus dem Bild der Sonderungen hervor, die sich mit Beginn jeder neuen Prophase einstellen. Daß durch die Sonderungen unter Umständen die Chromosomen genau in derselben Anordnung und Lage wiederhergestellt werden, die sie in den Telophasen der vorangehenden Teilung, vor Eintritt in das Gerüstwerk innehatten, hob seinerzeit

¹⁾ Nucléole et Chromosomes dans le méristème racinaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. „*La Cellule*“, Bd. XXII, 1904, S. 57.

²⁾ Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. *Flora*, Bd. 93, 1904, S. 251.

³⁾ Letzter Aufsatz, S. 7.

schon C. Rabl hervor.¹⁾ Bei der Sonderung der Chromosomen in den Prophasen der Teilung spielt sich im wesentlichen der umgekehrte Vorgang ab wie in den Telophasen, und treten die Chromosomen daher wieder gesondert aus dem Gerüstwerk heraus.

Während die Annahme einer Verschmelzung der Chromosomen mit ihren Enden in den Telophasen typischer und auch heterotypischer Kernteilung sich als unzutreffend herausstellte, haben die neuesten Untersuchungen andererseits ergeben, daß der Kernfaden im heterotypischen Knäuelstadium, nach erfolgter Verschmelzung der Fadenpaare, ununterbrochen ist. Dann erst folgt seine Quersegmentierung. Hier sind die Chromosomenpaare mit ihren Enden im Knäuelstadium somit vereint, wodurch möglicherweise eine übereinstimmende Orientierung der paarweise zusammengehörenden Fäden, vor ihrer Verschmelzung, besser gewährleistet wird.

V. Grégoire und A. Wygaerts, T. M. Mano in den schon genannten Aufsätzen, ebenso Jules Berghs²⁾, außerdem C. van Wisselingh³⁾ und B. Sijpkens⁴⁾ gelangen jetzt zu dem Ergebnis, daß in dem Gerüstwerk des Kernes „ein achromatisches Substratum und selbständige Nukleinkörperchen“ nicht vorhanden seien, vielmehr nur eine einzige chromatische Substanz vorliege. Grégoire und seine Schüler stützen sich bei dieser Schlußfolgerung vornehmlich auf Eisen-hämatoxylin-Färbungen, van Wisselingh und Sijpkens auf Wirkungen 50 Proz. Chromsäure. Die scheinbaren Körnchen im Gerüstwerk des Kerns werden nur als dichtere Stellen anerkannt, als Knotenpunkte des Netzes. — Daß der Nachweis distinkter Körnchen im Gerüstwerk eines völlig ruhenden Kerns, der eine ganz gleichmäßige Ausgestaltung zeigt, auf Schwierigkeiten stößt, ist zuzugeben. Doch zeitigten auch meine letzten Untersuchungen in mir die Überzeugung, die von meinen Mitarbeitern geteilt wurde, daß an der Unterscheidung von Linin und Chromatin im ruhenden Kerngerüst festzuhalten sei. Wenn die Substanz der Nukleolen sich aus dem Gerüstwerk vollständig zurückgezogen und zu Nukleolen gesammelt hat, werden die Färbungsunterschiede von Linin und Chromatin in der Tat sehr vermindert. Da erkennt man, daß auch aus diesem Grunde die Bezeichnungen „Chromatin“, „Chromosomen“ für die maßgebenden Einheiten im Kern wenig glücklich waren, da diese Einheiten ihre Tingierbarkeit vor allem der Nukleolarsubstanz verdanken.

¹⁾ Über Zellteilung I. c. S. 323.

²⁾ La Formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale IV. La Microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus*. „La Cellule“, Bd. XXII, 1905, S. 141.

³⁾ Über das Kerngerüst. Bot. Ztg., I. Abt., 1899, S. 155.

⁴⁾ Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Recueil des trav. bot. Neerl., 1904, Nr. 2.

Andererseits lehren die Differenzierungsvorgänge in jeder Prophase, daß das Kerngerüst wirklich geformte Gebilde führt, die sich sammeln, zu größeren Körperchen vereinigen und schließlich die Chromatinscheiben bilden, die innerhalb der Chromosomen aufeinander folgen. Die in den Arbeiten von V. Grégoire und seinen Schülern ausgesprochenen Zweifel an der Unterscheidbarkeit von zwei Substanzen auch auf diesen vorgerückten Stadien der Kerndifferenzierung erschienen mir unhaltbar. Solche Bilder wie die hier in Fig. 24 reproduzierten, der Allenschen Arbeit entnommenen, schließen unserer Ansicht nach solche Vorstellungen aus. Daß wir uns theoretisch ohne das Vorhandensein konkreter Körperchen im Kerngerüst schwer behelfen könnten, fällt sicherlich auch ins Gewicht.

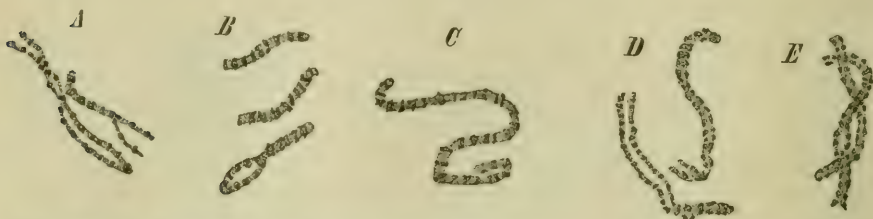


Fig. 24. Die Vorgänge der Chromosomenverschmelzung und Wiedertrennung, sowie die darauffolgende Längsspaltung, aus den Prophasen der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Liliun canadense*. *A* Doppelfäden. *B* Der Verschmelzungsvorgang. *C* Vollendete Verschmelzung. *D* Die Wiedertrennung der elterlichen Chromosomen. *E* Die erste wirkliche Längsspaltung dieser voneinander bereits getrennten Chromosomen. Nach Bildern von C. E. Allen.

Hier wäre einzuschalten, daß im Jahre 1893 A. Zimmermann eine besondere Arbeit ¹⁾ dem „Verhalten der Nukleolen während der Karyokinese“ widmete und aus seinen Beobachtungen folgern zu können glaubte, daß den Nukleolen innerhalb der Zelle wohl eine ähnliche Selbständigkeit zukommt, „wie man sie bisher dem ganzen Kerne und zum Teil auch verschiedenen Einschlüssen der Zelle, namentlich den Chromatophoren, zugeschrieben hat.“ Die während der Karyokinese im Cytoplasma beobachteten „extranuklearen Nukleolen“ sind nach Zimmermann ausgewanderte Nukleolen oder deren Zerfallprodukte, welche „dann wieder in die Tochterkerne einwandern und dort zu den großen Nukleolen derselben verschmelzen“.

Meine Untersuchungen hatten mich im Jahre 1895 andererseits zu der Vorstellung geführt ²⁾, daß die Nukleolarsubstanz zu den

¹⁾ Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. II, 1893, S. 31.

²⁾ Karyokinetische Probleme, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, S. 164. Vgl. auch: Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Histol. Beitr., Heft VI, 1900, S. 125.

Spindelfasern in Beziehung stehe, daß es ein Reservestoff sei, aus dem das Kinoplasma Nahrung schöpfe. Gestützt war diese Annahme durch die Tatsache, daß eine Auflösung der Kernkörperchen im Kernsaft kurz vor Beginn der Spindelbildung erfolgt. Nimmehr fiel mir auch das Verhältnis zwischen der größeren oder geringeren Tinktionsfähigkeit der Chromosomen und der schwächeren oder stärkeren Ansammlung der Nukleolarsubstanz zu Kernkörperchen auf. Ich erweiterte daher meine Anschauung dahin, daß der Reservestoff der Nukleolen sowohl zur Ernährung der Chromosomen, wie des Kinoplasma Verwendung findet.¹⁾

F. Cavaras²⁾ will in den Nukleolen der höher organisierten Gewächse Chromatin und Plastin direkt nachgewiesen haben und zwar in solcher Verteilung, daß das Plastin im Innern des Nucleolus sich befinde, das Chromatin durch „Chromatolyse“ auf seiner Oberfläche abgelagert werde.³⁾ Als bald trat aber B. Longo⁴⁾ dieser Behauptung Cavaras entgegen mit der Erklärung, Cavara habe nur hohle, daher im Innern heller erscheinende, im übrigen aber nur von der gewohnten Nukleolarsubstanz gebildete Kernkörperchen vor sich gehabt. Jedoch gelang es Ch. F. Hottes⁵⁾ bei bestimmten Kulturversuchen Nukleolen zu erhalten, die sich ganz so verhielten, wie Cavara sie schilderte. Beide den Nucleolus aufbauenden Bestandteile sollen nach Cavaras Angaben sich voneinander trennen können und so chromophile und wenig chromophile Nukleolen entstehen, wie sie auch L. Pampaloni⁶⁾ für die Kerne der meristematischen Zellen von *Psilotum triquetrum* beschreibt. Die Scheidung kann so weit gehen, daß in den Kernen bestimmter Zellen

¹⁾ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 33.

²⁾ Intorno ad alcune strutture nucleari. Atti dell' Ist. bot. del. Univ. di Pavia., N. S., Vol. V, 1897. — Brevi osservazioni alla critica mossa al mio lavoro „Intorno ad alcune strutture nucleari“ dal Sign. Dott. B. Longo colla nota „Esiste Cromatolisi nei nuclei vegetali?“ 1898. — Breve contribuzione alla conoscenza del Nucleolo. Bull. della soc. bot. Ital., 1902, S. 108.

³⁾ Ähnliche Plastin-Chromatin-Nucleoli gab auch R. Hertwig für *Actinosphaerium* an, in „Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium* Eichhorni“. Abh. d. Kgl. bayr. Ak. d. Wiss., II. Kl., Bd. XIX, III. Abt., 1898, S. 636, 710.

⁴⁾ Esiste cromatolisi nei nuclei normali vegetali. Rendiconti della R. Acc. dei Lincei, Vol. VII, Sem. I, Ser. 5a, Fasc. 10, 1898, S. 284, 290. — Ancora su la Pretesa „Cromatolisi“ nei nuclei normali vegetali. Risposta al Prof. Dott. F. Cavara, 1898. — Contribuzione alla cromatolisi (picnosi) nei nuclei vegetali. Annuario del R. Istit. Bot. di Roma 1899, S. 89.

⁵⁾ Vgl. den Bericht von E. Strasburger in „Über Reduktionsteilung. Spindelbildung usw.“, 1900, S. 138.

⁶⁾ Il fenomeni cariocinetici nelle cellule meristemati degli apici vegetativi di *Psilotum triquetrum*. Ann. di Bot. del Prof. Pirootta, Vol. I, Roma 1903, Fasc. II, S. 75.

nur die eine oder die andere Art von Nukleolen sich findet. So beobachtete W. C. Coker¹⁾ im Kern der Centralzelle von *Taxodium* einen Chromatinnucleolus, während er für die Eizelle einen Plastinnucleolus angibt.

Auf eine Beziehung der Nukleolarsubstanz zu den Chromosomen wird auch von F. M. Mano geschlossen²⁾, und so auch neben anderen Forschern³⁾ von Harold Wager⁴⁾, der ihr aber gleichzeitig eine Bedeutung zusprechen möchte, die ich nicht anzuerkennen vermag. H. Wager drückt sich nämlich dahin aus, daß unsere Vorstellungen über die Rolle der Chromosomen abzuändern seien und daß in jeder neu aufzustellenden Hypothese die Nukleolen ebenso wie die Chromosomen Berücksichtigung finden müßten. So auch glaubten H. H. Dixon⁵⁾ und Bl. Gardner⁶⁾ im Hinblick darauf, daß der Nucleolus das Chromatin enthalte und dieses später auf die Chromosomen übergehe, den Sitz der erblichen Substanz in den Nucleolus verlegen zu müssen. — Zu bemerken wäre hier weiter, daß in früheren Arbeiten auch schon das Ausspinnen der Chromosomen aus den Nukleolen behauptet worden ist, so, um nur bei pflanzlichen Objekten zu verweilen, für *Spirogyra* durch W. Moll⁷⁾, L. Mitzkiewitsch⁸⁾ und mit einer bestimmten Einschränkung auch durch C. van Wisselingh.⁹⁾ Im Besonderen sollen nach Bradley Moore Davis¹⁰⁾ in den Tetrasporangien von *Corallina*, ferner nach M. Golenkin¹¹⁾ in den Kernen der vegetativen Zellen von *Sphaeroplea* und nach P. A. Dan-

¹⁾ On the Gametophytes and Embryo of *Taxodium*. Bot. Gaz., Vol. XXXVI, 1903, S. 115, 120.

²⁾ Nucléoles et chromosomes, S. 69, 72.

³⁾ Die diesbezüglichen Literaturangaben vergleiche man bei M. Koernicke, l. c. S. (111) unter ²⁾.

⁴⁾ The Nucleolus and Nuclear Division in the Root-Apex of *Phaseolus*. Ann. of Bot., Bd. XVIII, 1904, S. 29.

⁵⁾ The possible Function of the Nucleolus in Heredity. Ann. of Bot., Vol. XIII, 1899, S. 269.

⁶⁾ Studies on Growth and Cell-Division in the Root of *Vicia Faba*. Publ. of the University of Pennsylvania, New Ser., No. 6, Contrib. from the botan. Labor., Vol. II No. 2, 1901, S. 150.

⁷⁾ Observations on Karyokinesis in *Spirogyra*. Verh. d. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel I No. 9, 1893.

⁸⁾ Über die karyokinetische Teilung der Zellkerne bei *Spirogyra*. Aus dem bot. Inst. d. Univ. Warschau 1897 und Flora, Bd. 85, 1898, S. 81.

⁹⁾ Über den Nucleolus von *Spirogyra*, ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Ztg., 1898, Originalabh., S. 195. Ferner Über abnorme Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Zeitg., 1903, I. Abt., S. 215.

¹⁰⁾ Kernteilungen in der Tetrasporenmutterzelle bei *Corallina officinalis* L. var. *mediterranea*, Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1898, S. 266.

¹¹⁾ Algologische Mitteilungen (Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und Über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen). Bull. de Moscou, 1899, Sep., S. 6 ff.

geard¹⁾ in *Amoeba hyalina* die Chromosomen sich in den Telophasen zu einer nucleolusartigen Kugel vereinigen und weiterhin in eine unbestimmte Zahl von Chromatinkörpern zerfallen. Ich habe Grund, anzunehmen, daß diese Angaben weiterhin eine andere Deutung erfahren werden. — Daß auch bei niederen Pflanzen, in ähnlicher Weise wie bei den höheren, das Material der Nukleolen bei der Chromosomenbildung verwendet wird, geht aus den Angaben von D. M. Mottier²⁾ über *Dictyota* und Ch. J. Chamberlain³⁾ über *Pellia* hervor.

Eine eigenartige Umgestaltung der heterotypischen Kernteilung wurde durch H. O. Juel⁴⁾ bei der apogamen *Antennaria alpina* entdeckt. Der Kern der Embryosackmutterzelle tritt in die Prophasen der heterotypischen Teilung ein. Er bringt es bis zur Zusammenballung des Inhalts, lenkt dann aber in Strukturen ein, die an den Ruhezustand erinnern. Auf diese folgen Knäuelbildung und weitere Stadien, die an typische Kernteilung anschließen. Damit unterbleibt die Reduktion der Chromosomenzahl und wird im weiteren Verlauf der Entwicklung ein Ei im Embryosack angelegt, das über die doppelte Chromosomenzahl verfügt und sich dadurch befähigt zeigt, ohne Befruchtung, apogamisch, in die Keimbildung einzutreten. — Bei dem nordamerikanischen *Thalictrum purpurascens* wird, wie J. B. Overton⁵⁾ angibt, nur in einem Teil der Embryosackmutterzellen der heterotypische Teilungsweg verlassen und ein solcher eingeschlagen, der in seinem Aussehen zwischen heterotypischer und typischer Teilungsart vermittelt. Demgemäß weist *Thalictrum purpurascens* sowohl auf Befruchtung eingerichtete, als auch der apogamischen Entwicklung fähige Eier auf. — Ich selbst⁶⁾ konnte hierauf den Übergang der heterotypischen Kernteilung in die typische, nach erfolgter Synapsis in den Embryosackmutterzellen der apogamischen Eualchimillen nachweisen, und entsprechende Angaben veröffentlicht H. O. Juel⁷⁾ auch für *Taraxacum*. — In allen diesen Fällen, wo die

¹⁾ Etudes de la Karyokinèse chez l'*Amoeba hyalina*. Le Botaniste, 1900, Fasc. 1 u. 2.

²⁾ Nuclear and Cell division in *Dictyota dichotoma*. Ann. of. Bot., Vol. XIV, 1900, S. 163.

³⁾ Mitosis in *Pellia*. Bot. Gaz., Vol. XXXVI, 1903, S. 28.

⁴⁾ Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*, Kungl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, Bd. 33, No. 5, 1900, S. 20.

⁵⁾ Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1904, S. 274.

⁶⁾ Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 103.

⁷⁾ Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. Vorl. Mitt. Arkiv för Botanik, Bd. VI, 1904, und ausführlich in: Die Tetradenteilungen bei

heterotypische Kernteilung in der Embryosackmutterzelle in die typische umschlägt, unterbleibt demgemäß auch die aus der heterotypischen sich ergebende homöotypische Teilung. Die Zahl der aus der ursprünglichen Embryosackmutterzelle hervorgehenden Zellen erscheint nicht mehr an die Vierzahl gebunden, sie wird eine unbestimmte.

Eigenartig unregelmäßige Kernteilungsvorgänge stellen sich unter Umständen in den Pollen- und Embryosackmutterzellen der Hybriden ein, wenn die für die heterotypische Teilung erforderliche paarweise Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen auf Hindernisse stößt. Es kann nicht die Aufgabe dieses Berichtes sein, solche Störungen im einzelnen zu schildern. Ich begnüge mich also damit, auf die diesbezügliche Literatur hinzuweisen, im besonderen auf die Untersuchungen von O. H. Juel¹⁾, O. Rosenberg²⁾, William Austin (Cannon³⁾), H. Metcalf⁴⁾, G. Tischler⁵⁾ und R. P. Gregory.⁶⁾

So auch können in dieser Übersicht jene Veränderungen, welche Kerne, Kernteilungsfiguren, so wie Cytoplasma, durch extreme physikalische und chemische Einflüsse erfahren, nur gestreift werden, da deren Besprechung in die Physiologie gehört. Den Anfang mit Versuchen dieser Art machten im Jahre 1887 Oskar und Richard Hertwig in einer sehr wertvollen Arbeit⁷⁾, der seitdem zahlreiche andere auf zoologischem Gebiete folgten. Von ähnlichen botanischen Bestrebungen können hier nur die in Betracht kommen, aus welchen sich Gesichtspunkte für Beurteilung bestimmter morphologischer Struk-

Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Kungl. Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar, Bd. 39 No. 4. 1905.

¹⁾ Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. II. Die Tetradenteilung bei einer hybriden Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 638.

²⁾ Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1903, S. 110; Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes, Ebenda, 1904, S. 47.

³⁾ Studies in plant hybrids: The spermatogenesis of hybrid cotton. Bull. of the Torrey Bot. Club., Bd. 30, 1903, S. 133; The Spermatogenesis in Hybrid Peas, Ebenda, S. 519.

⁴⁾ Certain problems relating to the individuality of Chromosomes. Proceed. Neb. Acad. of Sc., Bd. 7, 1902, S. 109.

⁵⁾ Über Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XV, 1903, S. 408. — Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 545. — Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIV, 1906, S. 83.

⁶⁾ The Abortive Development of the Pollen in Certain Sweet-Peas (*Lathyrus odoratus*). Proceed. of the Cambridge Philos. Soc., Vol. XIII Pt. III. 1905.

⁷⁾ Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie der Zelle, Heft 5.

turen ergaben. Das gilt nun im besonderen von Versuchen, die Charles F. Hottes anstellte, die er aber bisher nicht veröffentlicht hat¹⁾, Versuchen von F. R. Schrammen²⁾, L. Matruchot und M. Molliard³⁾, M. Koernicke.⁴⁾ Ersterem gelang es, in Zellen der Wurzel von *Vicia Faba* durch höhere Temperaturen die Bildung kinoplasmatischer Fadenstrukturen bzw. Strahlungen, zu welchen die Kernkörperchen größtenteils das Material zu liefern schienen, auffallend zu fördern. Umgekehrt wurde durch niedere Temperaturen ein stärkeres Auftreten extranuklearer Nukleolen veranlaßt.⁵⁾ Gleiche Beobachtungen machte F. R. Schrammen an den Zellen der Sprosse bei derselben Pflanze.⁶⁾ Wurden die Sprosse aus hoher Temperatur plötzlich in niedere versetzt, so erfolgte eine Desorganisation der kinoplasmatischen Strukturen, sie wurden körnig und ließen sich nicht mehr deutlich erkennen. Umgekehrt konnte ein plötzliches Übertragen von Versuchspflanzen, auf welche eine Zeitlang Kälte eingewirkt hatte, in höhere Temperaturen die kinoplasmatischen Strukturen zu gesteigerter Ausbildung bringen. Zugleich mit diesen Veränderungen, die sich besonders deutlich in den Teilungsfiguren zu erkennen gaben, stellten sich abnorme Kernbilder ein. Bei niederen Temperaturen waren amöboide Kerne, auch Riesen- und Doppelkerne, eingeschnürte, Amitosen vortäuschende Kernformen zu beobachten. Ähnliche Bilder traf man, bis auf die amöboiden Formen, bei Wärmeversuchen an. Das Kernnetz veränderte sich bei niederen Temperaturen nur wenig, bei höheren weit stärker, wobei unter Umständen eine Vakuolisierung des Kernes erfolgte und ihm ein durchbrochenes Aussehen verlieh oder auch seine Maschen verengte, die Knotenpunkte chromatinreicher machte, endlich Chromatinansammlungen in Nukleolenform in größerer Zahl als bei den Kälteversuchen veranlaßte. Eine Verklumpung und Verschmelzung der Chromosomen in Kernteilungsfiguren war eine weitere Folge hoher Wärmegrade. L. Matruchot und M. Molliard⁷⁾, welche die Wirkung der Kälte auf pflanzliche Zellen studierten, stellten fest, daß sie eine allgemeine und schnelle Exosmose des Wassers der Zelle veranlaßt, die zu einer Vakuolisierung

¹⁾ Ich kann daher nur verweisen auf die Stellen in meiner Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. wo ich seine Ergebnisse erwähnte, S. 127, 130, 154.

²⁾ Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*. Verh. des naturhist. Vereins, Jahrg. LIX, 1902, S. 49 ff.

³⁾ Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales. Revue gén. de Bot., Tome XIV, 1902, p. 401 ff.

⁴⁾ Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1905, S. 404.

⁵⁾ l. c. S. 127.

⁶⁾ l. c. S. 64, 73.

⁷⁾ l. c. S. 471, 475.

des Cytoplasmas und des Kernes führt. Der Inhalt des Kernes sammelte sich besonders an den Stellen der Wand, die dem Wasser Austritt gewährten, was zu einer ein-, zwei- und mehrpoligen Anordnung des Kernfadenwerkes führte. Dieselben Veränderungen im Cytoplasma und Kern waren in Zellen zu beobachten, auf welche wasserentziehende Mittel einwirkten. — Ähnlich wie die Wärme in den Versuchen von Ch. F. Hottes und F. R. Schrammen beeinflussten, wie M. Koernicke¹⁾ fand, die Röntgen- und Radiumstrahlen bei mäßiger Zeitdauer den Zellinhalt. Auch sie veranlaßten eine erhöhte Ausbildung der kinoplasmatischen Faserstrukturen, auch sie wirkten, wenn auch in einer etwas verschiedenen Weise, auf das Chromatin ein. Bei anhaltender Bestrahlung wurde zunächst das Chromatin, erst beträchtlich später auch das Cytoplasma geschädigt. Durch Centrifugalkraft vermochten D. M. Mottier²⁾ und Fr. M. Andrews³⁾ eine Umlagerung des Kernnetzes sowie des Nucleolus nach der centrifugalen Seite der Kernhöhle zu bewirken. Der Nucleolus kann bei gesteigerter Einwirkung aus dem Kern herausgeschleudert werden. Er löst sich dann auf, während der Kern ohne Nucleolus weiter fortbesteht. Ob ihm die Fähigkeit blieb, sich noch zu teilen, ließ sich nicht entscheiden. Der Umstand, daß alle Kerne in das centrifugale Zellende geschleudert wurden, bewies, daß ihr spezifisches Gewicht im Gegensatz zu den Angaben Némecs⁴⁾ größer ist, als das der übrigen Zellbestandteile.

Ein eigenartiges Aussehen nimmt der Inhalt der Kerne gereizter Zellen oder auch solcher Zellen an, in welchen ein gesteigerter Stoffwechsel herrscht. Da sammelt sich das Chromatin in besonderen, an Chromosomen erinnernden Klümpchen an. Das ist nach O. Rosenbergs⁵⁾ Untersuchungen besonders deutlich in den gereizten Drüsenkernen von *Drosera* zu sehen, ferner in den Tapetenzellkernen derselben Pflanze und von *Arum*. Die Beobachtungen von G. Tischler⁶⁾ an den Tapetenzellen von *Ribes*, von A. Osterwalder⁷⁾, nochmals

¹⁾ l. c. S. 411, 412.

²⁾ The Effect of Centrifugal-Force upon the Cell. Ann. of Bot., Vol. XIII, 1899, S. 325.

³⁾ Über die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVIII, 1902, S. 1.

⁴⁾ Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, S. 106.

⁵⁾ Physiologisch-Cytologische Untersuchungen über *Drosera rotundifolia* L. Upsala 1899. Inaug.-Dissert. Bonn.

⁶⁾ Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 570.

⁷⁾ Beiträge zur Embryologie von *Aconitum Napellus* L. Flora, 85. Bd., 1898 S. 282.

von O. Rosenberg¹⁾, ferner von T. Ikeda²⁾ und P. K. Löttscher³⁾ an den Antipoden von *Aconitum*, *Tricyrtis* und zahlreichen anderen Angiospermen, schießlich wieder von G. Tischler⁴⁾ an den Riesenzellen bei *Heterodera*-Gallen bestätigen diesen Befund. Eine Kernvergrößerung bzw. Chromatinvermehrung konnten J. C. Torrey⁵⁾ und H. S. Reed⁶⁾ in den Enzyme sezernierenden Zellen keimender Samen, ferner L. Matruchot und M. Molliard⁷⁾ in den Zellen von Früchten usw., in welchen eine Eigengärung, d. h. eine nicht durch Mikroorganismen veranlaßte Gärung, vor sich geht, beobachten.

In den vom Pilz bewohnten hypertrophierten Zellen der Mykorrhizen gehen die Kerne nach den Beobachtungen von W. Magnus⁸⁾ und K. Shibata⁹⁾ sehr verschiedene Veränderungen ein, die in der Hauptsache auf einer Zunahme des Volumens und Chromatingehaltes, dessen Ansammlung in Klümpchen, ferner auf Einschnürungen und Annahme amöboider Form beruhen. Der Kern der vom Pilz befallenen Zellen teilt sich wiederholt auf direktem Wege. Die so entstandenen Kerne verteilen sich gleichmäßig im Mycelknäuel, erhalten amöboide Gestalt und nehmen mit fortschreitender Pilzverdauung, worauf die starke Farbstoffspeicherung hindeutet, an Chromatingehalt zu. Nach beendeter Pilzverdauung verlieren sie ihre Tinktionsfähigkeit und werden wieder rundlich. Die amitotische Teilung darf dabei nicht als rückschrittliche Erscheinung gedeutet werden, sie stellt vielmehr ein schneller zum Ziele führendes Mittel dar, die Zahl der Kerne zu vermehren. Daher die karyokinetische Kernvermehrung unter denselben Umständen auch nicht ausgeschlossen erscheint.

In den Kernen junger Riesenzellen der durch tierische Parasiten veranlaßten Gallen ist, wie wir zuvor schon erwähnten, die Bildung

¹⁾ Über die Embryologie von *Zostera marina* L. Bihang till K. Vet. Akad. Handl., Bd. 27, 1901, S. 10.

²⁾ Studies in the physiological functions of Antipodals and related phenomena of fertilization in Liliaceae. I. *Tricyrtis hirta*. Bull. of the College of Agricult. Tokyo imper. Univ., Vol. V, 1902, S. 41.

³⁾ Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der angiospermen Samenanlage. Flora, Bd. 94, 1905, S. 234.

⁴⁾ Über *Heterodera*-Gallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1901, S. (95).

⁵⁾ Cytological Changes accompanying secretion of Diastase. Bull. of the Torrey Botan. Club., Juli-Heft. 1902.

⁶⁾ A Study of the Enzyme-secreting Cells in the Seedlings of *Zea Mais* and *Phoenix dactylifera*. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 267.

⁷⁾ Recherches sur la fermentation propre. Rev. gén. de Bot., Tome XV, 1903, S. 193.

⁸⁾ Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* L. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 205.

⁹⁾ Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. Ebenda, Bd. XXXVII, 1902, S. 643.

von Chromatinballen ebenfalls beobachtet worden. Die durch den Parasiten bewirkte Störung beeinflusst zugleich die Kernteilungsvorgänge, so zwar, daß diese nunmehr durch Amitose erfolgen. Der Bau der Kerne verändert sich weiterhin und nehmen sie an Größe zu. Ihre Nukleolen erlangen schließlich einen solchen Umfang, daß für das Chromatinnetzwerk nur noch ein schmaler peripherischer Saum übrig bleibt. Die Kerne teilen sich weiter noch „amitotisch durch Knospung“. Sie beginnen Absterbeerscheinungen chromatolytischer Natur zu zeigen, wie sie u. a. auch L. Buscalioni¹⁾ beschrieben hat, wobei unregelmäßige Chromatinmassen sich um den Nucleolus zusammenballen. Die Gestalt der Kerne wird unregelmäßig; schließlich zerfallen sie und gehen mit den Zellen zugrunde.²⁾

Etwas anders verhalten sich nach S. Nawaschin³⁾ die Kerne in den von Plasmodiophora befallenen Zellen von Brassica. Wenn sie sich teilen, so geschieht das immer auf mitotischem Wege. Der Kern der schon stark hypertrophierten Zellen zeigt sich beträchtlich vergrößert, ist dabei aber inhaltsärmer geworden, so daß bald von Chromatin nichts mehr in ihm zu sehen ist. Schließlich degeneriert er vollständig, treibt verschiedentlich Auswüchse oder wird an einigen Stellen eingeschnürt, ohne jedoch sich amitotisch zu teilen, und sieht einem zusammengefallenen, faltigen Schlauch ähnlich, der ein bis mehrere Nukleolen oder auch zahlreiche kleinere, erythrophile Körner in sich bergen kann. Wie bei Brassica bleiben auch, wie G. J. Peirce⁴⁾ angibt, die durch Bakteroiden infizierten und zur Hypertrophie gebrachten Zellen der Leguminosen-Knöllchen einkernig. Auch hier degeneriert der Kern bald, doch so, daß zunächst der Nucleolus, dann die übrige Kernmasse gänzlich verschwindet, um eine Höhlung im Plasma freizulassen.

Sehr eigentümliche cytologische Veränderungen beobachteten J. Bretland Farmer, J. E. S. Moore und C. E. Walker⁵⁾ bei der

¹⁾ Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Annuario del R. Ist. Bot. di Roma, Vol. VII, 1898, S. 255.

²⁾ Vgl. M. Treub, Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'Heterodera javanica dans les racines de la canne à sucre. Ann. du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. VI, 1886, S. 93. — M. Molliard, Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Revue gén. de Bot., T. IX, 1897, S. 33. Derselbe, Sur quelques caractères histologiques des cécidies produites par l'Heterodera radicicola Greff. Ebenda, Tome XII, 1900, S. 157. G. Tischler, Über Heterodera-Gallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana L. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1901, S. (95).

³⁾ Beobachtungen über den feineren Bau von Plasmodiophora Brassicae. Flora, Bd. 86, 1899, S. 404.

⁴⁾ The root-tubercles of Bur Clover (*Medicago denticulata* Willd.) and of some other Leguminous Plants. Proceed. of the California Acad. of sc., III. Ser. Botany, Vol. II, 1902, S. 295.

⁵⁾ On the Resemblances exhibited between the cells of malignant growth in

Entwicklung maligner Neubildungen, besonders krebsartiger Natur, beim Menschen. Besonders auffällig war die Ähnlichkeit mancher Kernteilungsbilder in diesen Neubildungen mit jenen der Reduktionsteilung in Gonotokonten. Statt der fadenförmigen, eine Längsspaltung vollziehenden Chromosomen zeigten sich die für die Prophase der Reduktionsteilung bekannten Schleifen oder Ringe und zwar in verminderter Zahl. An der Spindel sollen sie so wie bei der heterotypischen Mitose der Quere nach geteilt werden und Kerne liefern, in welchen, von einigen Unregelmäßigkeiten abgesehen, die Teilung sich typisch vollzieht. Die geschilderten Erscheinungen suchten die Verfasser mit dem die Neubildung veranlassenden Reiz in Verbindung zu bringen, der den normalen Verlauf der Zellentwicklung in den die generativen Vorgänge kennzeichnenden drängt. — Auch die bei den „Scientific Reports on the Investigations of the Cancer Research Found“¹⁾ beteiligten Forscher, u. a. E. F. Bashford, die Untersuchungen an Geschwülsten von verschiedenen Säugetieren und der Forelle ausführten, heben die Ähnlichkeit hervor, welche zwischen den heterotypischen Teilungsbildern, besonders der Hodenzellen und den in bösartigen Tumoren beobachteten Figuren sich erkennen läßt. Sie suchen in Kernverschmelzungen den Ausgangspunkt für die Entstehung der malignen Neubildung. V. Haecker²⁾ wies darauf hin, daß die in Betracht kommenden Kernteilungsbilder auch eine unverkennbare Ähnlichkeit mit Kernteilungen zeigen, wie sie ätherisierte Cyclops-Eier aufweisen, und warf die Frage auf, ob ihr Auftreten nicht „als eine unmittelbare Reaktion auf bestimmte Klassen von Reizen aufzufassen ist.“ — Als bald nach deren Veröffentlichung wandte sich D. v. Hansemann³⁾ gegen die Farmer-, Moore- und Walkerschen Angaben. Seiner Ansicht nach stimmen die Mitosen in bösartigen Geschwülsten nicht mit den echten heterotypischen Teilungen überein. Auch komme die Reduktion der Chromosomenzahl, wie sie Farmer und seine Mitarbeiter annehmen, nicht auf dem Wege einer heterotypisch verlaufenden Reduktionsteilung zustande, sondern teils durch asymmetrische Mitosen, teils durch Zugrundegehen einzelner Chromosomen. — Auch eine weitere Publikation Walkers⁴⁾, welche die verschiedenartigsten „hetero-

man and those of normal reproductive tissues. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 72, 1903, S. 499. Übersetzung von K. Goebel im Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, S. 1.

¹⁾ The Zoological distribution, the limitations in the Transmissibility and the comparative histological and cytological characters of malignant new growth. 1904. Vorl. Mitt. darüber in Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 73, 1904, Jan. u. Febr.

²⁾ Über die in malignen Neubildungen auftretenden heterotypischen Teilungsbilder. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, S. 787.

³⁾ Über Kernteilungsfiguren in bösartigen Geschwülsten. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, Nr. 5, S. 189.

⁴⁾ Transact. of the pathol. Soc., Bd. LV.

typischen“ Chromosomenformen für pathologische Teilungsbilder zusammenbringt, bestärkt v. Hansemann¹⁾ in der Auffassung, daß es sich hier um zufällige Ähnlichkeiten handelt und nicht um wirkliche Übereinstimmungen, denen auch dem Wesen nach eine gleiche Bedeutung mit der heterotypischen Teilung bei der Entstehung der Geschlechtszellen nicht zukommt. — Auch E. F. Bashford und J. A. Murray²⁾ bezweifeln neuerdings den heterotypischen Charakter der von ihnen für krebsartige Geschwülste beschriebenen Teilungsbilder. Wohl die meisten derselben stellen nach ihnen in Wahrheit typische (somatische) Mitosen dar. Wenn beide Forscher auch nicht die Möglichkeit eines gelegentlichen Vorkommens von heterotypischen Mitosen in den Krebsgeschwüren ganz in Abrede stellen wollen, so verlangen sie doch den Beweis hierfür erst von weiteren Untersuchungen. Farmer und seine Mitarbeiter halten hingegen auch jetzt noch³⁾ an ihrer Auffassung fest und finden eine weitere Stütze in der Feststellung der Tatsache, daß ähnliche blasenförmige Gebilde (archoplasmic vesicles), wie sie sich von der Prophase der heterotypischen Teilung an im Plasma der spermatogenen Zellen von Säugetieren vorfinden⁴⁾, auch in den Zellen der krebsartigen Geschwüre zu beobachten sind.

Mit den Veränderungen, welche sich in untergehenden Kernen normaler Gewebe einstellen, hatte sich 1896 M. Koernicke befaßt.⁵⁾ In den Kernen der Antipoden von *Triticum* nahmen die Stücke, in welche der Kernfaden zerfiel, ein gleichsam corrodirtes Aussehen an. Die Auflösung der eigentlichen Chromatinkörper und ihr Zerfall in feine faserige Gebilde schritt dann weiter fort, während die Kernhöhle sowohl, wie der Nucleolus sich stark vergrößerten. Schließlich schrumpften die Kernhöhlen zusammen und wiesen, während der Nucleolus sich löste, als Inhalt nur noch winzige Faserkomplexe auf, die schließlich auch noch verschwanden. Anders verhielten sich die Kerne in den Tracheidenanlagen von *Viscum*.⁶⁾ Mit fortschreitender

¹⁾ Einige Bemerkungen über die angeblich heterotypen Zellteilungen in bösartigen Geschwülsten. Biol. Centralbl., Bd. XXV, 1905, S. 151.

²⁾ On the occurrence of heterotypical mitoses in Cancer. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 77, 1906, S. 226.

³⁾ On the cytology of Malignant Growth. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 77, 1906, S. 336. — Vgl. auch On the resemblances existing between the „Plimmer's Bodies“ of Malignant Growth, and certain normal constituents of Reproductive Cells of Animals. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 76, 1905, S. 230.

⁴⁾ Vgl. hierzu auch J. E. S. Moore and C. E. Walker, The Meiotic Process in Mammalia. Cancer Research Laboratories, Univers. of Liverpool. 1906.

⁵⁾ Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Sexualorgane von *Triticum*, mit besonderer Berücksichtigung der Kernteilungen. Verh. d. naturhist. Ver. der preuß. Rheinl. etc., Bd. LIII, 1896, S. 149.

⁶⁾ Über die spiraligen Verdickungsleisten in den Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Sitzber. d. Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilk. in Bonn, 1899, S. 1.

Entwicklung verloren sie ihren körnigen Inhalt und sahen wie homogene, langgestreckte, mit Flüssigkeit erfüllte, behäutete Blasen aus, die sich vakuolisierten, zu unregelmäßig zackigen Gebilden zusammenfielen und schließlich bis auf unscheinbare Reste verschwanden.

Als eine Desorganisationserscheinung im Cytoplasma ließ sich im allgemeinen ein Auftreten von zahlreichen Vakuolen nachweisen.¹⁾

Schon an einer früheren Stelle (S. 22, 24) nahm ich Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß in älteren Zellen oder auch in solchen Zellen, deren Inhalt bald desorganisiert werden soll, die Kerne sich amitotisch teilen. Dieser auch als Fragmentation bezeichnete Vorgang beruht im wesentlichen auf unregelmäßiger Durchschnürung ihres Körpers.²⁾ Die so entstandenen Teilkerne bleiben in den älter werdenden Zellen als solche erhalten. Von Zellteilung sind, wie schon früher berichtet wurde (S. 22), diese Teilungsprozesse nicht begleitet, falls man von den merkwürdigen Scheidenausbildungen absieht, die L. Buscalioni³⁾ für das Endosperm angibt, das zwischen den Keimblättern von *Vicia Faba* entsteht. Da sollen zwischen die Kerne, auch die schließlich amitotisch geteilten, unabhängig von ihrer Teilung, Celluloseleisten hineinwachsen, wodurch jeder Kern schließlich seinen eigenen Zellraum erhält.

Während Fr. Schmitz⁴⁾ und Fr. Johow⁵⁾ einen prinzipiellen Unterschied zwischen „karyokinetischer Teilung“ und „Fragmentation“ nicht annahmen, stellte ich beide einander scharf gegenüber⁶⁾, woran ich auch heute noch für Organismen, die beide Kernteilungsformen aufweisen, festhalte. Andererseits hatte ich im Jahre 1882 auch einmal ausgesprochen, daß die direkte Kernteilung den ursprünglichen Vorgang darstelle, von dem die indirekte abzuleiten sei.⁷⁾

¹⁾ Vgl. hierzu auch P. Klemm, Desorganisationserscheinungen der Zelle. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, Bd. XXVIII, 1895, S. 627.

²⁾ Die weit verstreuten älteren Literaturangaben finden sich in A. Zimmermann, *Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns*, 1896, S. 76 zusammengestellt, ferner in Fr. Johow, *Die Zellkerne von Chara foetida*. *Bot. Ztg.*, 1881, S. 729.

³⁾ Sulla frammentazione nucleare seguita dalla divisione della cellula. *Nota preventiva*. Estr. del *Giorn. della R. Accad. di Medicina*. Seduto del 22 Aprile 1892. Torino.

⁴⁾ Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. *Sitzber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilk.*, 1879, S. 25.

⁵⁾ Die Zellkerne von *Chara foetida*. *Bot. Ztg.*, 1881, S. 729.

⁶⁾ Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von *Lupinus*. *Bot. Ztg.*, 1880, S. 845.

⁷⁾ Über den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. *Arch. f. mikr. Anat.*, XXI. Bd., 1882, S. 98 des Sep.

M. Treub¹⁾, G. Berthold²⁾ und späterhin D. Fairchild³⁾ traten für eine Verschiedenheit beider Vorgänge ein.

Neuere Forscher haben seitdem andere Auffassungen vertreten. Zunächst war es schon J. J. Gerassimoff⁴⁾ gelungen, in plötzlich abgekühlten Spirogyra-Fäden direkten Kernteilungsfiguren „vollständig ähnliche“ Formen aus Kernen zu erhalten, die sich in mehr oder weniger weit vorgerückter normaler Karyokinese befanden. Dieselbe Erscheinung will Alexander Nathansohn⁵⁾ sowohl in Spirogyra-Fäden, als auch in anderen Objekten, die er in wenigprozentige wässrige Ätherlösung übertragen, festgestellt haben. In normale Kulturbedingungen zurückgebracht, wiesen solche Objekte weiterhin wieder normale Karyokinesen auf, woraus Nathansohn⁶⁾ und mit ihm W. Pfeffer⁷⁾ glaubten folgern zu können, daß sich mitotische und amitotische Teilung physiologisch vertreten können. Gegen Gerassimoff glaubte Nathansohn einwenden zu können, daß ihm bei seinen Beobachtungen wirkliche Amitosen gar nicht vorgelegen hätten. Andererseits liegen aber auch in den Nathansohnschen Angaben keine zwingenden Beweise für die Ansicht vor, die er vertritt. Es scheint vielmehr, daß es sich in seinen „amitotischen“ Teilungsbildern nur um ebensolche, durch Ätherwasser veranlaßte Veränderungen an karyokinetischen Bildern handelt, wie sie V. Haecker⁸⁾ an ätherisierten Cyclops-Eiern feststellen konnte. Demgemäß trat Haecker der Pfeffer-Nathansohnschen Schlußfolgerung entgegen. Die abnormen Kernbilder, die unter solchen Einflüssen zustande kommen, stellen nach Haecker keine echten Amitosen dar, sondern veränderte mitotische Teilungsfiguren, die höchstens die Bezeichnung „Pseudoamitosen“ verdienen, und die nach Aufhebung der Ätherwirkung wieder zum normalen mitotischen Typus zurückkehren. — Wie A. Nathansohn, so erklärt auch W. v. Wasielewski⁹⁾ die amitosenähnlichen Kernfiguren, die er in chloralisierten Wurzelspitzen von *Vicia Faba* beobachtete, für echte Amitosen. Doch suchte

¹⁾ Notice sur les noyaux des cellules végétales. Arch. de Biologie, Bd. I, S. 349.

²⁾ Studien über Protoplasmamechanik, 1886, S. 176.

³⁾ Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei *Valonia utricularis*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1894, S. 331.

⁴⁾ Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. de la Soc. Imp. d. Nat. de Moscou, 1892, S. 109.

⁵⁾ Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 48.

⁶⁾ l. c. S. 72.

⁷⁾ Bericht in der Sächs. Akademie d. Wissensch. 3. Juli 1899.

⁸⁾ Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, S. 9.

⁹⁾ Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. I. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903, S. 377. II. Ebenda, Bd. XXXIX, 1904, S. 581.

B. Němec¹⁾ es wahrscheinlich zu machen, daß es sich dabei um Verschmelzungsbilder je zweier Tochterkerne handelte, zwischen denen durch die Einwirkung des Chloralhydrats die Scheidewandbildung in der Zelle unterblieb. Die Angaben von J. Blazek²⁾ über Einwirkung von Benzoldämpfen auf die Zellen der Wurzelspitzen bestätigen die Němecsche Ansicht. — Neuerdings äußerte auch C. van Wisselingh³⁾ starke Bedenken gegen die Amitosenatur der Teilungsbilder in den von Gerassimoff und Nathansohn durch Kälte oder Äther beeinflussten Spirogyren und beharrte auch trotz Nathansohns Einwänden⁴⁾ bei seiner Auffassung.⁵⁾

Als veränderte Mitosen sind jedenfalls die von H. Dixon⁶⁾ und Ethel Sargent⁷⁾ in Embryosäcken verschiedener Liliaceen beobachteten, mit Spindelfasern versehenen Teilungsbilder, die als Zwischenstufen von Mitose und Amitose gedeutet wurden, anzusehen. Zu einer solchen Vorstellung für ähnliche Gebilde war bereits L. Buscalioni⁸⁾ und weiterhin C. van Wisselingh⁹⁾ gelangt. Auch die „fragmentatione cariocinetica“, die L. Buscalioni selbst für einen wahren Übergang zwischen mitotischer und amitotischer Teilung erklärt und die vorwiegend hantelförmige Gebilde mit noch intakter Kernwand und Nukleolen, doch oft schon längsgespaltenen Chromosomen vorführt (vgl. Fig. 25), stellt



Fig. 25. Kern aus dem Embryosack-Wandbelag von *Vicia Faba*. Nach einem Präparat von L. Buscalioni gezeichnet von A. Zimmermann, Morphologie und Physiologie des pfl. Zellkerns. 1896.

¹⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. I. Sitzber. der böhm. Gesellsch. d. Wissensch., Prag 1902, 59. Mitt. II. Ebenda, 1903, 27. Mitt. III. Ebenda, 1903, 42. Mitt. IV. Ebenda, 1904, 13. Mitt. Ferner Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904, S. 645.

²⁾ O olivu benzolu na dělení büněk rostlinnych. Abh. d. böhm. Akad., Bd. XI No. 17. 1902.

³⁾ Über abnormale Kernteilung. 5. Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Ztg., 1903, I. Abt., S. 201.

⁴⁾ Kritische Bemerkungen zu van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. Bot. Ztg., 1904, II. Abt., S. 17.

⁵⁾ van Wisselingh, Antwort auf die kritischen Bemerkungen von A. Nathansohn. Ebenda, S. 20.

⁶⁾ Note on the nuclei of the Endosperm of *Fritillaria imperialis*. Proc. of the Roy. Irish Acad., 3. Ser., Vol. III. 1895.

⁷⁾ Direct nuclear division in the Embryosac of *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, S. 107.

⁸⁾ Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Annuario del R. Ist. bot. di Roma, Vol. VII, 1898, S. 40.

⁹⁾ Über das Kerngerüst. Bot. Ztg., 1899, S. 155.

nach G. Tischler¹⁾ kaum etwas anderes, als einen pseudoamitotischen Vorgang dar, für den Tischler weitere Beispiele aus dem Endosperm von *Corydalis cava* hinzufügt. Es handelt sich in solchen Fällen eben wohl meist um karyokinetische Teilungsbilder, die auf mehr oder weniger vorgeschrittenem Entwicklungszustand durch diese oder jene Ursache ungünstig beeinflusst worden sind. Es lassen sich neben den Haeckerschen in ätherisierten Cyclops-Eiern erhaltenen Pseudoamitosen²⁾ als solche auch die von W. v. Wasielewski³⁾, B. Němec⁴⁾, M. Koernicke⁵⁾, Ch. F. Hottes⁶⁾ und F. R. Schrammen⁷⁾ in ihren Versuchen mit Chloralhydrat, Radiumstrahlen, verschiedenen Temperaturen beobachteten, zum Teil eine verschieden weit reichende Unterdrückung der Spindelfaserbildung aufweisenden Teilungsfiguren deuten.

Eine amitotische Kernvermehrung ist auch für Wundgewebe angegeben worden, zunächst von J. Massart⁸⁾, der ihr Vorwiegen nach Verwundungen bei *Ricinus*, *Cucurbita* und *Tradescantia* beobachtet haben wollte. Hingegen gaben L. Kny⁹⁾, später B. Němec¹⁰⁾ und A. Nathansohn¹¹⁾ für das an Kartoffelscheiben auftretende Wundperiderm, so auch H. Miehle¹²⁾ für die Umgebung der Wunden an den Blättern verschiedener Monokotylen Mitosen an. A. Nathansohn¹³⁾ berichtet allerdings auch über Kernfiguren im Wundgewebe von *Populus nigra*, „die als amitotische Teilungen zu deuten“ seien, und zwar sollen sie besonders in den Kernen der großen, plasmaarmen und zellsaftreichen Zellen sich einstellen. Dieser letzten Behauptung, sowie auch den J. Massartschen Angaben trat aber P. Schürhoff¹⁴⁾

¹⁾ Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. d. naturhist.-mediz. Vereins zu Heidelberg. N. F., VI. Bd., 1900, S. 368.

²⁾ Anat. Anz., Bd. XVII, 1900, S. 9.

³⁾ l. c. 1903, 1904.

⁴⁾ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904, S. 645.

⁵⁾ Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1905, S. 411.

⁶⁾ Zitiert in F. R. Schrammen, Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*. Verhandl. d. Naturhist. Ver. d. preuß. Rheinl. etc., 59. Jahrg., 1902, S. 70.

⁷⁾ Ebenda.

⁸⁾ La cicatrisation chez les végétaux. Mém. cour. publ. par l'Acad. roy. de Belgique. 1898.

⁹⁾ Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1896, S. 579. II. Mitt. in Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 55.

¹⁰⁾ Über Zellkern und Zellteilung bei *Solanum tuberosum*. Flora, Bd. 86, 1899, S. 214.

¹¹⁾ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 71.

¹²⁾ Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora, Bd. 88, 1901, S. 131.

¹³⁾ l. c. 1900, S. 71.

¹⁴⁾ Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Bonner Diss. und Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XIX, 1. Abt., 1906, S. 359.

entgegen, der stets nur Mitosen im Wundgewebe antraf. Die bei der Anlage der Zellwand sich nähernden und einander teilweise deckenden Tochterkerne hatten seiner Ansicht nach in vielen Fällen die Vorstellung eines amitotischen Teilungsvorganges erweckt. Daher auch für die ganz neuerdings veröffentlichten Angaben von E. Dale¹⁾, denen zufolge bei Callusbildungen die Teilung des Kernes auf amitotischem Wege der Regel nach sich vollziehen soll, zunächst eine Bestätigung abzuwarten ist.

Mit dem Alter der Zellen verändern sich die ursprünglichen Verhältnisse von Kern- und Zellgröße, wie sie bei höher organisierten Pflanzen in den Vegetationspunkten zunächst gegeben sind. Frank Schwarz²⁾, der seine Untersuchungen und Messungen in den Wurzelspitzen ausführte, kam zunächst zu dem Ergebnis, daß „in allen Geweben die Größe des Zellkernes anfangs zunimmt, um dann später wieder abzunehmen“, ein bestimmtes Verhältnis zwischen Kern- und Zellgröße aber aus den Messungen nicht hervorgehe.³⁾ Doch wollte Frank Schwarz das Vorhandensein solcher Beziehungen auch nicht in Abrede stellen, da die Zahl seiner Messungen hierzu nicht ausreichend war. In der Tat ergaben sich späterhin solche Beziehungen bei den Messungen, die E. Amelung⁴⁾ auf Veranlassung von Julius Sachs ausführte. Sachs⁵⁾ konnte im Anschluß daran die Behauptung aufstellen, daß homologe Organe derselben oder verschiedener Pflanzen aus nahezu gleich großen Zellen bestehen, auch wenn die Organe sehr verschiedene Größe haben. Zu demselben Resultat kam weiterhin Th. Boveri⁶⁾ beim Vergleich der Zellgröße von Riesen und Zwergen mit der von normal großen Individuen. — Die zahlreichen Versuche, welche J. J. Gerassimoff⁷⁾ an Spirogyra-Fäden ausführte, ergaben, daß Zellen, deren Kernmasse künstlich vermehrt wurde, entsprechend an Umfang zunahm (vgl. Fig. 26). Auch G. Tischler konnte bei einem sterilen Bryonia-Bastard ein korrela-

¹⁾ Further experiments and histological investigations on Intumescences with some observations on nuclear division in pathological tissues. Philos. Transact. of the Roy. soc. of London, Ser. B Vol. 198, 1906, S. 221.

²⁾ Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Teilung. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. IV, 1887, S. 79.

³⁾ l. c. S. 84, 88.

⁴⁾ Über mittlere Zellgröße. Flora, Bd. 77, 1893, S. 176.

⁵⁾ Physiologische Notizen, VI. Über einige Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation. Flora, Bd. 77, 1893, S. 70.

⁶⁾ Zellenstudien, H. V: Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Anfangszellen, 1905, S. 62, 68.

⁷⁾ Zuletzt in Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. I, 1902, S. 220, und in d. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XVIII, 1904, S. 45; ferner im Bull. de la soc. imp. d. Nat. d. Moscou, 1904, S. 1 und i. d. Flora, Bd. 94, 1905, S. 79.

tives Verhältnis zwischen Kerngröße und zugehöriger Plasmamenge beobachten. Es zeigte sich in den Pollenmutterzellen dieses Bastardes, „daß sehr häufig zu den größeren Kernen auch größere Plasmapartien gehörten, als zu den kleineren ¹⁾“, eine Beziehung, die R. Hertwig ²⁾ seinerzeit als „Kernplasmarelation“ bezeichnete, deren Bestehen auch schon von Sachs ³⁾ und von mir ⁴⁾ als sehr wahrscheinlich hingestellt wurde.⁵⁾

Über Abnahme der Größe von Zellen und Kernen als Hungererscheinungen liegen zoologische Angaben von S. M. Lukjanon und seinen Schülern, auch von B. Marpurgo vor, während W. L. Conklin, C. Rabl und H. Driesch entgegengesetzter Ansicht sind. So auch fand E. Schultz an hungernden Planarien die

II

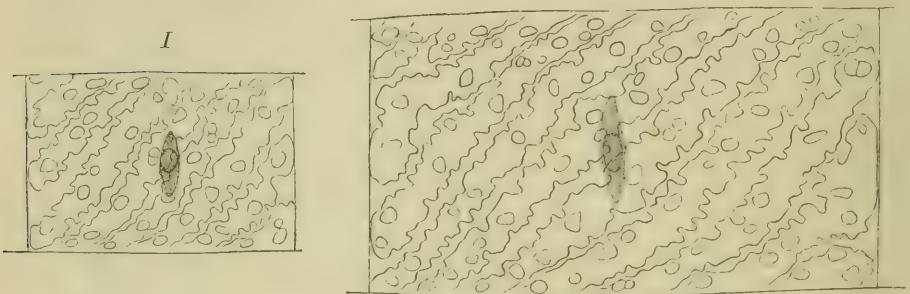


Fig. 26. Spirogyrazellen: I mit normaler, II mit doppelter Kernmasse.
Nach J. J. Gerassimoff, Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. 1902.

Größe der zurückgebliebenen Zellen unverändert. Er schließt sich der Ansicht von H. Driesch an, daß nicht die Größe der Zellen, sondern ihre Anzahl infolge von Hunger vermindert werde. Obgleich es sich hierbei nur um Angaben für tierische Objekte handelte, glaube ich im Zusammenhang auf sie doch hinweisen zu müssen.⁶⁾

¹⁾ Über die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen Bryonia-Bastard. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1906, S. 87.

²⁾ Über Correlation von Zell- oder Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, H. 1 u. 2, 1903, S. 56.

³⁾ l. c. Flora, Bd. 77, 1893, S. 70.

⁴⁾ Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Hist. Beitr., H. 5. 1893.

⁵⁾ Vgl. dazu auch die Zusammenstellung in O. Hertwig, Allgemeine Biologie, Jena 1906, S. 257.

⁶⁾ Die Literatur zu vergleichen bei E. Schultz, Über Reduktionen, Hungererscheinungen bei Planaria. Archiv f. Entwicklungsgeschichte, H. 4. Bd. XVIII, 1904.

Über die Gestalt, welche die Kerne in Pflanzenzellen aufzuweisen pflegen, läßt sich aussagen, daß sie meist eine kugelige oder eiförmige ist. Langgestreckte Zellen führen meist auch längliche Kerne, die selbst in Zipfel auslaufen können, wie H. Miehle¹⁾ in Epidermiszellen von *Hyacinthus* fand. Langgestreckt sind auch vielfach die männlichen Kerne, welche bei den Phanerogamen die Befruchtung vollziehen. Sie können sogar wurst-, wurm- bzw. korkzieherförmig gestaltet sein.²⁾ Auffallend lange, bis zur Fadenform gestreckte Kerne weisen pflanzliche Sekretbehälter nach H. Molisch³⁾ auf, in welchen zudem noch Blasenkerne sich vorfinden, d. h. Kerne, in denen zwischen Kernsubstanz und Kernwand sich ein großer Saft Raum befindet, durch den die Membran blasig aufgetrieben ist. Ringförmige⁴⁾ und amöboide Kernformen konnten ferner hier und da im Pflanzenreiche beobachtet werden. Durch Stärkekörner und andere Zelleinschlüsse können den Kernen verschiedene Formen aufgezwungen werden⁵⁾, was gelegentlich im Endosperm ruhender Samen sogar zu ihrer Zerklüftung führt.⁶⁾

Besondere Strukturen des Protoplasmas als Ausdruck für spezielle Leistungen, die im Tierreiche so verbreitet sind, kommen in dem Maße den Pflanzen nicht zu. Als eine besondere Ausgestaltung des Cytoplasmas für eine bestimmte Funktion können die Cilien der Schwärmsporen und Spermatozoiden gelten, von welchen ich nachzuweisen suchte, daß sie dem Kinoplasma zuzuzählen sind und gewissermaßen seine nach außen vorgestreckten, besonders konsistenten Strahlen darstellen.⁷⁾ — Kinoplasmastrahlen eigener Art werden im Innern der Asci der Ascomyceten bei der Abgrenzung der für jede Spore bestimmten

¹⁾ Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotylen. Bot. Centralbl., Bd. 78, 1899, S. 387.

²⁾ Vgl. die neueren Arbeiten über Befruchtung bei Phanerogamen, Literaturzusammenstellung u. a. bei Coulter und Chamberlain. Morphology of Angiosperms, 1903, S. 161 ff.

³⁾ Über Zellkerne besonderer Art. Bot. Ztg., 1899, I. Abt., S. 185, 188. Ferner Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen, 1901, S. 89, 105.

⁴⁾ L. Buscalioni, Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. Ann. del R. Ist. bot. Roma, Vol. VII, 1898, S. 255.

⁵⁾ Zimmermann, Morph. u. Physiol. d. pfl. Zellkerns, 1896, S. 13.

⁶⁾ Schorler, Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen des Holzes. Diss. Jena 1883. — O. W. Koeppen, Über das Verhalten des Zellkerns im ruhenden Samen. Diss. Leipzig 1887. — Th. Peters, Untersuchungen über den Zellkern in den Samen etc. Diss. Rostock 1891. M. Raciborski, Zur Morphologie des Zellkerns der keimenden Samen. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, März 1893, S. 120.

⁷⁾ Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, S. 65 ff.

Cytoplasmamasse ausgebildet. Von der kinoplasmatischen Centrosphäre aus, welche von dem letzten Teilungsschritt herrührt, wachsen,

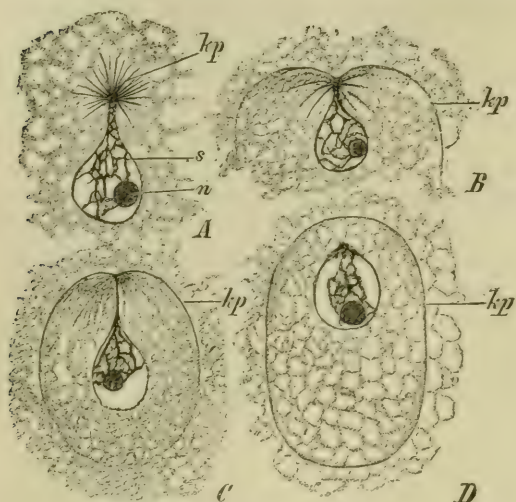


Fig. 27. Anfeinanderfolgende Stadien der Abgrenzung einer Spore im Ascus von *Erysiphe communis*. *A* Von der an dem vorgezogenen Kernpol angesammelten Kinoplasmamasse gehen freie Strahlungen (*kp*) in die Umgebung aus. In *B* beginnen sie die abzugrenzende Cytoplasmamasse zu umwachsen. In *C* ist dieser Vorgang vollendet, die Hautschicht um den Sporenkörper aus den verschmolzenen Kinoplasmastrahlen erzeugt. In *D* ist die kinoplasmatische Verbindung zwischen Zellkern und Hautschicht aufgehoben. *s* Kerngerüst, *n* Nucleolus.

Nach R. Harper, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897.

wie R. A. Harper¹⁾ zuerst fand, Kinoplasmastrahlen hervor, um ellipsoidisch eine bestimmte den Kern umgebende Cytoplasmamasse zu umfassen, weiterhin miteinander zu einer Hautschicht zu verschmelzen und so die Bildung der neuen Zelle zu vollziehen (vgl. Fig. 27).

Als besondere cytoplasmatische Strukturen sind auch von M. und P. Bouin²⁾ Fäden, „filaments particuliers“, für die Embryosackmutterzellen der Liliaceen beschrieben worden. Es handelt sich in diesem Falle aber nur um kinoplasmatische Fäden, die in solchen Fällen besonders reichlich vertreten sind und besondere Figuren darstellen. Eben solche Bildungen gaben

dann auch H. Dixon³⁾, D. M. Mottier⁴⁾ und H. O. Juel⁵⁾ in anderen Embryosackmutterzellen an. Charles F. Hottes⁶⁾ gelang es bei relativ hohen Temperaturen, welche die Kinoplasmabildung fördern, ganz ähnliche Bildungen im Cytoplasma der Wurzelspitzen

¹⁾ Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897. S. 260 ff.

²⁾ Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire. Bibliographie anatomique. 1898.

³⁾ On the Chromosomes of *Lilium longifolium*. Proceedings of the Royal Irish Acad., 3. Ser., Vol. III, 1895, S. 716.

⁴⁾ Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXXI, 1898, S. 126.

⁵⁾ Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung. I. Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Larix*. Jahrb. f. wissensch. Botanik., Bd. XXXV, 1900, S. 634.

⁶⁾ Angeführt in „Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw.“, S. 143.

von *Vicia Faba* zu erzielen. — Fibrilläre Strukturen, die dem Kinetoplasma nicht angehören, gibt B. Němec¹⁾ für meristematische, in der Nähe der Vegetationspunkte befindliche Zellenzüge an; sie sollen in der Längsrichtung des Pflanzenteils verlaufen und der Reizleitung in ihm dienen. G. Haberlandt²⁾ hält diese vermeintlichen Strukturen nur für den Ausdruck seither beobachteter Strömungsrichtungen im Cytoplasma. In dem Plasma der der Perzeption von mechanischen Reizen dienenden pflanzlichen Sinnesorgane, wo man solche reizleitenden Strukturen, wenn sie es wirklich wären, am ehesten erwarten konnte, vermochte sie Haberlandt jedenfalls nicht wahrzunehmen.³⁾ Der Umstand, daß es selbst den auf dem Gebiete pflanzlicher Histologie erfahrenen Forschern nicht gelang, die Němecschen Fibrillen an den von ihm beschriebenen Orten wiederzufinden, spricht nicht für ihre Existenz. Dagegen kann man in den Zellen embryonaler und meristematischer Gewebe, in welchen formative Vorgänge sich vollziehen, meist Kinetoplasmafäden nachweisen, durch die der Kern mit der Hautschicht verbunden wird. Sie mögen die Beziehungen zwischen dem Kern und dieser Hautschicht vermitteln, von der bekannt ist, daß sie an den Bewegungen des übrigen Cytoplasmas nicht beteiligt ist und von der es sich mit Noll⁴⁾ annehmen läßt, daß sie die bevorzugte Reizempfängerin der Zelle darstellt.⁵⁾

Endlich wären an dieser Stelle auch die „Mitochondrien“ zu erwähnen, verschlungene, aus aneinandergereihten Körnchen bestehende Fäden, die Fr. Mewes⁶⁾ in den Tapetenzellen der Antherenfächer von *Nymphaea alba* beschrieben hat. Sie erinnern ihn an ähnliche Gebilde in den Hodenzellen verschiedener Tiere. Im Pflanzenreich sind sie seitdem von M. v. Derschau⁷⁾ in den Tapetenzellen von *Lilium Martagon* und *Iris germanica*, von R. Beer⁸⁾ in den gleichen

¹⁾ Die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. XX, 1900, S. 369. Ferner, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen, Jena 1901, und Die Bedeutung der fibrillären Strukturen bei den Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. XXI, 1901, S. 529.

²⁾ Über Reizleitung im Pflanzenreich. Biol. Centralbl., Bd. XXI, 1901, S. 369. Ferner, Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIX, 1901, S. 569.

³⁾ Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. 1901.

⁴⁾ Zuletzt in Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, 1903, S. 281.

⁵⁾ E. Strasburger, Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Cytolog. Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 384.

⁶⁾ Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondromiten in Pflanzenzellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1904, S. 284.

⁷⁾ Bericht in G. Tischler, Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 574.

⁸⁾ On the development of the Pollen grain and anther of some Onagraceae. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XIX, Abt. I, 1905, S. 304 ff.

Zellen bei *Oenothera*, von G. Tischler¹⁾ in denselben Elementen bei *Ribes* beobachtet worden. Ob eine allgemeinere Bedeutung ihnen zuerkannt werden darf, bleibt abzuwarten.

Zu den lebenden Bestandteilen des pflanzlichen Zellkörpers gehören auch die Chromatophoren. Ihr Körper ist protoplasmatischer Natur; sie dürfen hier somit nicht übergangen werden.

Auf ihre Gestaltung und ihre Funktionen hier einzugehen, wäre, meine ich, aber nicht am Platze, da dieses nur eine Wiederholung von Tatsachen brächte, die jedes Lehrbuch enthält. Wohl aber interessiert uns hier die Ontogenie und der innere, zum Teil auch noch kontroverse Bau dieser Gebilde.

Es war A. F. W. Schimper, der im Jahre 1883 mit der Behauptung hervortrat, daß die Chlorophyllkörner und Stärkebildner der höheren Gewächse nicht jedesmalige Neubildungen des Zellplasma sind, sondern durch Teilung aus ihresgleichen hervorgehen, daß somit für ihre Entstehung dasselbe wie für die Entstehung des Kernes und der ganzen Zelle gelte.²⁾ A. F. W. Schimper konnte gleichzeitig mitteilen, Fr. Schmitz sei der Ansicht, daß ein solcher Ursprung auch den Chromatophoren der Algen zukomme, worüber Fr. Schmitz selbst dann auch bald eingehende Angaben machte.³⁾ Durch die Untersuchungen Arthur Meyers⁴⁾ wurden diese Tatsachen weiter begründet und man sieht sie heute als sichergestellt an, ungeachtet sie von verschiedenen Seiten auch angefochten wurden.⁵⁾ Aus letzterem Grunde meint A. Famintzin⁶⁾, daß er es eigentlich erst sei, der den Beweis für die Kontinuität der Chromatophoren endgültig erbrachte. Denn erst die von ihm angewandte Methode der Untersuchung und Färbung mit dem Mikrotom in dünne Lamellen zerlegter frischer Samen und Keimlinge hätte die sichere Entscheidung darüber gestattet, „daß die Chromatophoren als kleine zusammengeschrumpfte Gebilde in den reifen Samen erhalten bleiben und daß ausschließlich aus ihnen sich die Chromatophoren der Keimlinge heranbilden.“

¹⁾ Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden I. c. 1906, S. 568.

²⁾ Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg., 1883, S. 105.

³⁾ Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. Naturhist. Vereins der preuß. Rheinl. etc. 40. Jahrg., 1883, S. 140, und Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, 1884, S. 1.

⁴⁾ Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. 1883.

⁵⁾ von M. E. Belzung, O. Eberdt und J. C. Koningsberger. Nähere Literaturangaben im Sammelreferat von A. Zimmermann, Beih. z. bot. Centrabl., Bd. IV, 1894, S. 100.

⁶⁾ Mélanges biologiques tirés du Bull. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg Bd. XIII, 1893, S. 423.

Was den feineren Bau der Chloroplasten anbetrifft, so spricht man ihnen heute vorwiegend eine farblose protoplasmatische Grundsubstanz zu, in welches Stroma zahlreiche kleine farbstoffführende Körnchen, Grana, eingelagert sind. Diese Annahme wird durch die Untersuchungen von Arthur Meyer, F. A. W. Schimper, V. Chmielewski und August Binz¹⁾ gestützt. Doch existieren auch anderslautende Angaben, so die einstigen von C. Fromann und zum Teil auch von Fr. Schmitz, nach denen das ganze Chlorophyllkorn ein Netzgerüst grüngefärbter Fibrillen sein soll. N. Pringsheim, dessen Veröffentlichungen den A. Meyerschen und Schimperschen kurz vorausgingen, sprach dem Stroma der Chlorophyllkörner ein schwammartiges Gerüst zu, das von einer grüngefärbten Lösung durchtränkt ist, während Hans Bredow²⁾ mit A. Tschirch im Chlorophyllkorn ein von einer Plasmahaut umgebenes helleres oder farbloses Balkengerüst zu erkennen angibt, dessen Maschen von einer dunkler gefärbten Masse erfüllt seien. R. Chodat³⁾ schließt sich Pringsheim und Tschirch-Bredow an, spricht den Chromatophoren schwammige Struktur zu, kann das Vorhandensein einer Membran an ihnen aber nicht zugeben. Die färbende Substanz soll in den Chloroplasten als dünne Schicht die Wände der Hohlräume auskleiden und nur durch Zufall auch Tropfen in den Hohlräumen bilden können. — In bestimmten Fällen tritt bei Wasserezutritt, in quellenden Chlorophyllkörnern, eine radiale Streifung mit etwas bogigem Verlauf hervor. Sie wurde zuerst von S. Rosanoff⁴⁾ bei *Bryopsis* beobachtet, von W. Hofmeister in der „Lehre von der Pflanzenzelle“⁵⁾ geschildert, sie trat auch F. A. W. Schimper⁶⁾ bei *Anthoceros* und verschiedenen anderen Pflanzen, G. Haberlandt⁷⁾ bei *Selaginella Martensii*, G. Klebs⁸⁾ bei *Euglena* entgegen. Die Ursache dieser Erscheinung bleibt noch aufzuklären. Frank Schwarz unterschied in den Chloroplasten zwei Substanzen, das Chloroplastin und das Metaxin, das erstere in Gestalt homogener,

¹⁾ Für eingehendere Zitate und die sonstige Literatur verweise ich hier auf A. Zimmermann. Beihefte z. bot. Centralbl., 1894, S. 100. Die ältere Literatur findet man auch bei Fr. Schmitz l. c. 1884, S. 148 ff.

²⁾ Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII, 1891, S. 380.

³⁾ Contribution à l'étude des Plastides. Arch. des Sc. phys. et nat. Genève, Bd. XXV, 1891, S. 244.

⁴⁾ Zuerst russisch im „Naturalist“, Nr. 20 ff., 1867, Taf. I, Fig. 25 bis 28.

⁵⁾ 1867, S. 369, mit Fig. 58 nach Zeichnungen von S. Rosanoff.

⁶⁾ Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885, S. 157.

⁷⁾ Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora, 1888, S. 293.

⁸⁾ Über die Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1883, S. 266.

grüngefärbter oder intensiv gefärbte Grana führender Fibrillen, das letztere als ihr Bindemittel. E. Küster¹⁾ schließlich neigt dazu, die Chromatophoren der Rotalgen für Flüssigkeitstropfen zu halten und möchte diese Vorstellung bis zu einem gewissen Grade auch auf die grünen Farbstoffträger übertragen.

Dem sei anhangsweise noch beigefügt, daß G. Haberlandt²⁾ die muldenförmigen Chlorophyllkörner, die in Einzahl innerhalb der trichterförmigen, epidermalen Assimilationszellen des Laubblattes von *Selaginella Martensii* der unteren Wand angeschmiegt liegen, mit einer besonderen Plasmahaut an ihrer konkaven Außenseite ausgekleidet fand. Diese Haut erreichte eine Stärke von 0,3—0,4 μ und zeigte sich ziemlich stark lichtbrechend. Nach Haberlandt

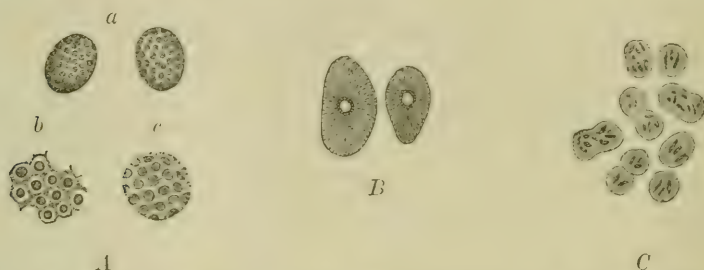


Fig. 28. *A* *a* Chlorophyllkörner aus dem Blattparenchym von *Acanthephippium*, die Grana zeigend. *A* *b* und *c* Dieselben Chlorophyllkörner nach Chloralbehandlung. Nach A. Meyer, 1883. *B* Chlorophyllkörner von *Bryopsis plumosa*, etwas in Wasser aufgequollen. Zwei Streifensysteme sichtbar. Nach A. F. W. Schimper, 1885. *C* Chlorophyllkörner aus dem Blatte von *Funaria hygrometrica*; ruhend und in Teilung. Im Innern der Körner kleine Stärkeeinschlüsse. Aus dem Bonner Lehrbuch.

handelt es sich dabei um eine besonders differenzierte Grenzschicht zwischen dem Chloroplasten und dem Cytoplasma, die als „lichtperzipierendes Organ“ fungieren soll.

Der Teilungsvorgang der Chlorophyllkörner, der sich im wesentlichen so wie eine direkte Kernteilung auf dem Wege der Durchschnürung vollzieht (vgl. Fig. 28, *C*), wurde schon im Jahre 1846 von C. Naegeli³⁾ bei verschiedenen Algen und Farnprothallien festgestellt. Spätere Untersuchungen brachten hierzu nur die Bestätigung.⁴⁾ Von diesem Verhalten weichen nur die Chloroplasten in den Luftwurzeln

¹⁾ Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, IV. Bd., 1904, S. 221.

²⁾ Über die Plasmahaut der Chloroplasten in den Assimilationszellen von *Selaginella Martensii* Spring. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft., 1905, S. 441.

³⁾ Zeitschr. f. wiss. Bot., 3 u. 4 S. 112.

⁴⁾ Literatur darüber in Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper usw. I. c. 1885, S. 188 und in A. Meyer, Das Chlorophyllkorn, 1883, S. 55 und 86.

von *Hartwegia comosa* ab, bei denen, wie A. F. W. Schimper¹⁾ und A. Meyer²⁾ fanden, und der Hauptsache nach C. Mikosch³⁾ bestätigt hat, die Teilung auf etwas kompliziertere Weise vor sich geht. Da nimmt das anfangs gleichmäßig grüne Korn an zwei gegenüberliegenden Polen intensivere Färbung an, während die Mittelzone heller und schließlich farblos wird. In ihr vollzieht sich dann die Teilung, wobei die beiden sich abrundenden Tochterkörner auseinanderrücken und die Mittelzone allmählich verschwindet. — Übergänge zwischen einfacher Einschnürung und dem frühzeitigen Auftreten einer farblosen Teilungszone fand G. Haberlandt⁴⁾ in der Stengelrinde der Selaginellen. Es führt dabei die Teilung der Chloroplasten nicht zu ihrer Trennung, so daß kettenförmige Gebilde entstehen.

Nach den Angaben von W. Lubimenko⁵⁾ sollen die Chloroplasten der schattenliebenden Pflanzen beträchtlich größer als diejenigen der schattenfliehenden sein.

Zu einer eigenartigen Vorstellung über den Ursprung pflanzlicher Chromatophoren ist neuerdings C. Mereschkowsky⁶⁾ gelangt. Sie stellen nach ihm „fremde Körper, fremde Organismen“ dar, „die ins farblose Plasma der Zelle eingedrungen und mit derselben in symbiotisches Zusammenleben getreten sind“. Er glaubt dies aus der Kontinuität der Chromatophoren, aus ihrer hochgradigen Unabhängigkeit vom Zellkern, aus der Analogie zwischen Chromatophoren und Zoochlorellen, ferner auch der Existenz von Organismen, niedrigstehenden Cyanophyceen, die als freilebende Chromatophoren betrachtet werden könnten, schließen zu dürfen, schließlich daraus, daß tatsächlich Cyanophyceen als Symbionten im Zellprotoplasma leben. — Diesen Möglichkeiten und phylogenetischen Spekulationen ist zunächst die große Verschiedenheit im Bau und in der Entwicklung von Chromatophoren und Cyanophyceen entgegen zu halten. Die Verschiedenheit im Bau bleibt tatsächlich voll bestehen, auch wenn endgültig feststände, daß den Cyanophyceen ein Zellkern nicht zukommt. Bei Mereschkowsky wird alles Gewicht auf gewisse vorhandene Analogien gelegt, während für die, welche den Bau der Chromatophoren und Cyanophyceen kennen, der Schwerpunkt wohl zunächst in den Unterschieden liegen wird. Die Art, wie sich aus winzigen Anlagen

¹⁾ l. c. 1885, S. 189.

²⁾ Das Chlorophyllkorn, 1883, S. 58.

³⁾ Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung. Österr. bot. Zeitschr., 1877, No. 2.

⁴⁾ Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora, Bd. 46, 1888, S. 291.

⁵⁾ Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. Revue gén. de Bot., Tome XVII, 1905, S. 381.

⁶⁾ Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Centralbl., Bd. XXV, 1905, S. 593, und ein Nachtrag, S. 689.

in den Vegetationspunkten und den Geschlechtsprodukten der höher organisierten Pflanzen die verschiedenen Kategorien der Chromatophoren entwickeln, ist zunächst auch nicht etwas, was uns die Cyanophyceen bei ihrer Fortpflanzung zeigen. Daß echte Chromatophoren aus dem Zelleib befreit irgendwo zu selbständiger Existenz sich befähigt zeigen sollten, ist zu bezweifeln.¹⁾ Zunächst hat diese Mereschkowskysche Hypothese nur ebensoviele Wahrscheinlichkeit für sich, wie jene andere von ihm aufgestellte, daß Mikrokokken und „amöbenartiges Plasma“ zu verschiedenen Zeiten „auf Erden“ entstanden seien und daß in das amöbenartige Plasma die Mikrokokken eindringen, um in ihm, dem nunmehrigen Cytoplasma, den Zellkern zu bilden.²⁾

In den Chromatophoren vieler Algen und von Anthoceros finden sich die unter der Bezeichnung Pyrenoide oder Stärkeherde bekannten Gebilde vor. Fr. Schmitz³⁾, dem wir die ersten Angaben über sie verdanken, wies auf die große Ähnlichkeit ihres von Stärkekörnern dicht umschlossenen Körpers mit den Zellkernen hin, die sich nicht nur in ihrer Form, sondern auch den Reaktionen äußern sollten. Die Untersuchungen von A. F. W. Schimper⁴⁾, A. Meyer⁵⁾ und E. Overton⁶⁾ jedoch stellten es außer Zweifel, daß Nucleine nicht in den Pyrenoiden vorkommen. Was ihre Form anbetrifft, so gaben A. Meyer⁷⁾ und A. F. W. Schimper⁸⁾ Fr. Schmitz gegenüber, der ihnen hauptsächlich Kugel- oder Linsenform zuschreibt, an, daß sie bei den verschiedenen von ihnen untersuchten Algen Krystalloide darstellten, denen aber Doppelbrechung nicht zukomme. Sie ließen im übrigen die Möglichkeit offen, daß bei anderen Algengruppen auch nicht-krystallinische Pyrenoide vorkommen könnten, wofür später A. Zimmermann⁹⁾ tatsächlich Beispiele fand. Nach H. Klebahn¹⁰⁾ Angaben für Oedogonium und von G. Hieronymus¹¹⁾ für

¹⁾ Vgl. L. Kny, Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und vom Cytoplasma. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1897, S. 388 und Vermögen isolierte Chlorophyllkörner im Lichte Sauerstoff auszuseiden? Bot. Centralbl., Bd. LXXIII, 1898, S. 426.

²⁾ l. c. S. 602.

³⁾ l. c. 1882, S. 37, 81; 1884, S. 129.

⁴⁾ l. c. 1880, S. 891; Ferner Bot. Centralbl., 1882, Bd. XII, S. 175; l. c. 1885, S. 74.

⁵⁾ l. c. 1883.

⁶⁾ Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Bot. Centralbl., Bd. 39, 1889, S. 148.

⁷⁾ l. c. 1883.

⁸⁾ l. c. 1885, S. 77.

⁹⁾ Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, 1887, S. 84.

¹⁰⁾ Zitiert bei Fr. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen, II. Bd., 1905, S. 111.

¹¹⁾ Über Dicranochaete reniformis Hier. Cohns Beitr. zur Biol. d. Pfl., Bd. V, 1892, S. 351.

Dicranochaete sind auch die Krystalloide, wo vorhanden, von einer farblosen Substanz umhüllt; daher Fr. Oltmanns' ¹⁾ Schlußfolgerung gerechtfertigt erscheint, daß die Krystalloide nur Einschlüsse des eigentlichen Pyrenoids darstellen. — Schon Fr. Schmitz ²⁾ wies darauf hin, daß die Pyrenoide sich mit Hilfe von Durchschnürung vermehren (vgl. Fig. 29), daß aber auch ihre Neubildung in bestimmten Algen- gruppen sich vollziehe. Das wurde durch zahlreiche spätere Angaben ³⁾ bestätigt. — Die Stärkekörner, welche das Pyrenoid dicht umgeben, sind im Plasma des Chromatophors eingebettet. Den neueren Angaben H. G. Timberlakes ⁴⁾ an Hydrodictyon zufolge, vollzieht sich die Stärkebildung so, daß Teile des Pyrenoids abgespalten werden, welche eine direkte Umwandlung in Stärkekörner erfahren sollen.

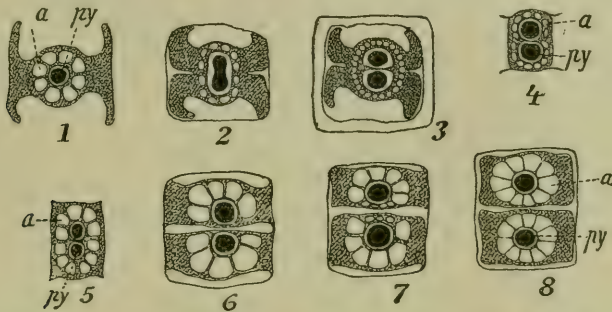


Fig. 29. Teilung der Chromatophoren und Pyrenoide (py) mit den umgebenden Stärkemassen (a). Nach Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen. 1882.

Während die Pyrenoide im Chromatophor eingebettet sind, sollen nach Ed. Palla ⁵⁾ andere Körper, die sich bei der Färbung wie kleine Zellkerne verhalten und die er daher Karyoide nannte, bei den Konjugaten in großer Zahl den Chloroplasten aufsitzen. Palla hält es nicht für unwahrscheinlich, daß diese Karyoide mit den von H. Klebahn ⁶⁾ bei der Keimung der Zygoten von Closterium und Cosmarium und von V. Chmielewsky ⁷⁾ vor der Keimung der Spirogyra-Zygosporen sich vorfindenden Kleinkernen identisch sind. — Auch die Elaioplasten dürfen hier nicht übergangen werden, geformte kugelige oder polygonale, in älteren Zellen maulbeerförmige, dem Kern

¹⁾ Morphologie und Biologie der Algen, 1905, II. Bd., S. 111.

²⁾ l. c. 1884.

³⁾ Literaturangaben in Fr. Oltmanns, l. c. 1905, S. 111, 112, bzw. 124—126.

⁴⁾ Starch Formation in Hydrodictyon utriculatum. Ann. of Bot., Vol. XV, 1901, S. 619.

⁵⁾ Über ein neues Organ der Konjugatenzelle. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1894, S. 153.

⁶⁾ l. c. 1891, S. 415.

⁷⁾ Zitiert in H. Klebahn, Studien über Zygoten II. Die Befruchtung von Oedogonium Boscii. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIV, 1892, S. 254.

einseitig anliegende Inhaltskörper der Protoplasten verschiedener Monokotylen, die aus einer plasmatischen Grundsubstanz mit eingelagertem Öl bestehen und von J. H. Wakker¹⁾ im Jahre 1888 zuerst für *Vanilla planifolia*, später von M. Raciborski²⁾ und A. Zimmermann³⁾ für andere Monokotylen beschrieben wurden. Zu den Elaioplasten gehören nach Wakker auch die zuerst von W. Pfeffer⁴⁾ geschilderten Ölkörper der Lebermoose, von welchen A. Garjeanne⁵⁾ angibt, daß sie aus Vakuolen entstehen und eine eigene plasmatische Wandung, die ursprüngliche Vakuolenwand⁶⁾ besitzen. In ihrem Innern sollen die Öltröpfchen in einer wahrscheinlich halbflüssigen, auch Eiweißstoffe enthaltenden Zwischensubstanz liegen. Im jungen Zustande teilen sich diese Ölkörper; nach ihrer vollständigen Ausbildung verändern sie sich aber nicht mehr. In die gleiche Kategorie von Gebilden gehören wohl auch die von L. Radlkofer⁷⁾, N. A. Monteverde⁸⁾ und H. Solereder⁹⁾ beschriebenen kugeligen, in den Zellen des Pallisaden- und Schwammparenchyms der verschiedensten Mono- und Dicotylen in Einzahl vorkommenden Fett- und Ölkörper.

Ob die von G. Berthold¹⁰⁾ zuerst beschriebenen, irisierenden Plasmaplatten, die in den oberflächlichen Zellen einiger Meeresalgen seiner Ansicht nach als Schutzorgane gegen zu starke Belichtung ausgebildet sind und bei den Chytocladien aus einer gestreiften, kleine Körnchen enthaltenden, stark lichtbrechenden Masse bestehen, die gegen das übrige Cytoplasma scharf abgegrenzt sind, zu den Elaioplasten gerechnet werden dürfen, wie es H. J. Wakker¹¹⁾ will, müssen weitere Untersuchungen lehren.

¹⁾ Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, 1888, S. 423.

²⁾ Elaioplasty Liliowatych. (Über die Entwicklungsgeschichte der Elaioplasten bei Liliaceen.) Bd. XXVII, 1893, S. 1, Abhandl. d. Akad. d. Wiss. in Krakau. Ferner Anzeiger derselben Akademie, Juli 1893, S. 259.

³⁾ Beiträge zur Morphol. u. Physiol. der Pflanzenzelle, Bd. I H. 3 S. 185.

⁴⁾ Die Ölkörper der Lebermoose. Flora, Bd. 32, 1874, S. 2.

⁵⁾ Die Ölkörper der Jungermanniales. Flora, Bd. 92. 1903, S. 457. Dort auch die älteren Literaturangaben.

⁶⁾ Hierin würden die Ölkörper mit den Elaioplasten bei den höheren Pflanzen übereinstimmen, die M. Raciborski (l. c. 1893, S. 259) als homolog mit den Tonoplasten auffaßt.

⁷⁾ Zur Klärung von Theophrasta und der Theophrasteen. Sitzber. der math.-phys. Kl. d. k. bair. Ak. d. Wiss. zu München. 1889, Bd. XIX, S. 221. Ferner: Über die Gliederung der Familie der Sapindaceen. Ebenda, Bd. XX, 1890, S. 105.

⁸⁾ Über die Ablagerung von Calcium- und Magnesium-Oxalat in der Pflanze. 1890.

⁹⁾ Studien über die Tribus der Gaertnereen, Benth.-Hook. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft., 1890, S. (77).

¹⁰⁾ Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882, S. 685.

¹¹⁾ l. c. 1888, S. 488.

Überall finden sich im Zellplasma zahlreiche, winzige, kugelige Gebilde, die man als Mikrosomata oder Mikrosomen zusammengefaßt hat.¹⁾ Sie reagieren in verschiedener Weise, sind entweder fest oder bläschenförmig, mit flüssigem, stärker lichtbrechendem Inhalt erfüllt. Die letztgenannten Bläschen nannte E. Crato²⁾, der sie genauer studierte, Physoden. Sie gleiten im Plasma umher, wobei sie amöboide bis verzweigte Formen annehmen können, und sollen leicht transportable Behälter mit wichtigen chemischen Baustoffen für die Pflanze darstellen. Sie vermehren sich Cratos Angaben zufolge nicht durch Teilung, sondern entstehen dadurch, daß sich in den Plasmafäden Tröpfchen einer stärker lichtbrechenden Substanz abscheiden. Sie können miteinander verschmelzen, große Physoden auch kleinere in sich aufnehmen.³⁾ Schon G. Berthold⁴⁾ hatte sie 1886 beobachtet, aber anders aufgefaßt und gedeutet. Später gab A. Zimmermann⁵⁾ für das pflanzliche Plasma die Existenz von Körperchen an, die zum Teil mit den von R. Altmann⁶⁾ im Cytoplasma tierischer Zellen beschriebenen und von ihm als Granula bezeichneten Körperchen weitgehende Übereinstimmung zeigten und von Zimmermann mit dem gleichen Namen belegt wurden. Nach E. Crato⁷⁾ dürften auch diese Gebilde zu den Physoden zu rechnen sein.

Während die pflanzlichen Zellen an Größe zunehmen, treten von Zellsaft erfüllte Vakuolen im Plasma auf, die weiterhin zu einem einzigen großen Saft Raum zu verschmelzen pflegen (vgl. Fig. 30). Das Cytoplasma ist gegen jeden Vakuolenraum, wie die Untersuchungen von W. Pfeffer⁸⁾, von H. de Vries⁹⁾ und F. A. F. C. Went¹⁰⁾

¹⁾ J. v. Hanstein, Das Protoplasma, 1880, S. 22.

²⁾ Die Physode, ein Organ des Zellenleibes. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1892, S. 295. — Beitrag zur Kenntnis der Protoplasmastruktur, Ebenda, S. 451. — Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Bot. Ztg., 1893, I. Abt., S. 157. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. Cohns Beitr. zur Biol. d. Pfl., Bd. VII, 1896, S. 407.

³⁾ E. Crato l. c. 1902, S. 300.

⁴⁾ Studien über Protoplasmamechanik, 1886, S. 56.

⁵⁾ Botan. Mikrotechnik, 1892, S. 208.

⁶⁾ Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

⁷⁾ l. c. 1892, S. 301.

⁸⁾ Osmotische Untersuchungen. 1877. Kritische Besprechung von de Vries: Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen usw. Bot. Ztg., 1886, S. 114. — Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. II, 1886, S. 179. — Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Akad. d. Wiss., Bd. XVI, 1890, S. 185.

⁹⁾ Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885, S. 465.

¹⁰⁾ Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, 1888, S. 295.

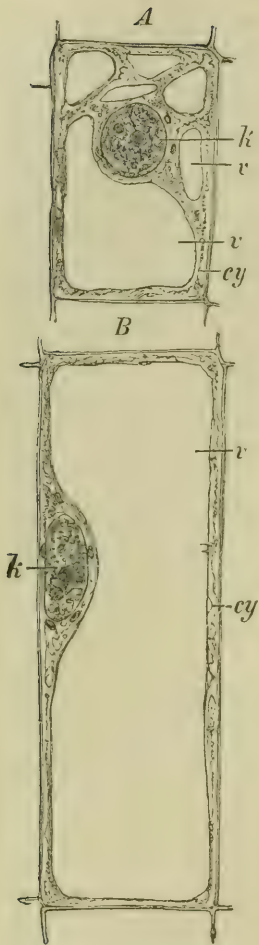


Fig. 30. Zwei getrennte Zellen in steigender Entfernung vom Vegetationspunkt, einem phanerogamen Sproßscheitel entnommen. *k* Kern, *cy* Cytoplasma, *v* Vakuolen bzw. Saffraum. Etwas schematisiert. Vergr. ca. 500. Aus dem Bonner Lehrbuch.

zeigten, durch eine derbere Schicht „die Vakuolenhaut“ abgegrenzt, die ihrem Ursprung nach trophoplasmatischer Natur sein dürfte.¹⁾ Wie der kinoplasmatischen Hautschicht des Protoplasten (vgl. S. 103) scheint der Vakuolenwand das Vermögen zuzukommen, gelösten Stoffen den Durchgang zu gestatten oder zu verwehren, was von großer Bedeutung für den Stoffwechsel der Zelle ist. Während H. de Vries und mit ihm F. A. F. C. Went sowohl der Hautschicht, als auch der Vakuolenwand selbständige Natur zusprechen, und die Vakuolen, die sie Tonoplasten nennen, nur durch Teilung aus ihresgleichen hervorgehen lassen, also für selbständige Gebilde des Protoplasten halten, gelangte W. Pfeffer alsbald zu einer anderen Auffassung. Denn seine besonders an Myxomyceten-Plasmodien ausgeführten Versuche zeigten ihm, daß durch Einführen von Asparagin- und Gipskryställchen in ihren Körper künstlich eine Neubildung von vollkommen normal aussehenden Vakuolen veranlaßt werden kann. Auch B. Němec²⁾ gelang eine künstliche Neubildung von Vakuolen bei der Auflösung von extranuklearen Nukleolen, deren Entstehung er künstlich veranlaßte. Im übrigen nimmt er einen vermittelnden Standpunkt ein und läßt neben Pfefferschen Vakuolen auch die de Vriesschen Tonoplasten bestehen. In ähnlichem Sinne äußert sich G. Haberlandt³⁾ im Anschluß an die in seiner Physiologischen Pflanzenanatomie besprochenen Arbeiten von Pfeffer, de Vries und Went. „Wenn die Plasmawand bloß ein Schutzwall und Regulator des Stoffverkehrs ist, wird sie wohl kaum“, meint er, „als autonomes Organ zu betrachten sein. Je komplizierter jedoch ihre Struktur sich gestaltet, je mehr sich in

¹⁾ Vgl. die cytologischen Studien aus dem Bonner Botan. Institut. Jahr. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 155.

²⁾ Über experimentell erzielte Neubildung von Vakuolen in hautumkleideten Zellen. Sitzber. d. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag, 1900, V, S. 1.

³⁾ II. Aufl., S. 21.

ihren Leistungen die auch im Protoplasma durchgeführte Arbeitsteilung ausspricht, desto bestimmter wird auch die Selbständigkeit der Plasmahaut werden und sich in gewissen Fällen bis zur vollständigen Autonomie steigern.“ — Eine physiologische Selbständigkeit verrät, wie A. Degen¹⁾ bei Infusorien nachweisen konnte, die Haut der kontraktilen Vakuolen. Sie bleibt bei der Systole erhalten, wodurch die strenge Lokalisation und Konstanz der Vakuole bedingt ist. Künstliche Vakuolen, wie sie Pfeffer in den Plasmodien der Myxomyceten erhielt, gelang es Degen dadurch hervorzubringen, daß er mit einem Dilatator, wie Tannin, behandelte Infusorien auswusch. Die durch die Gerbsäure erzeugten Fällungen sollen beim Auswaschen wieder gelöst werden und so tropfenförmige Vakuolen entstehen. Diese Lösungsvakuolen vergrößern sich, verschmelzen untereinander und schließlich auch mit der kontraktilen Vakuole, nach der sie sich hinbewegen. Die trennenden Wände werden bei diesem Verschmelzungsvorgang immer dünner und reißen schließlich ein. Die Wände dieser Lösungsvakuolen treten in die Wand der kontraktilen Vakuole ein, so daß diese alsdann aus den ursprünglichen eigenen und den hinzugekommenen fremden Teilen besteht, ohne dadurch in ihrer Funktion gestört zu werden.

Gegen die Kernhöhle ist das Cytoplasma nicht wie gegen den Vakuoleninhalt durch eine trophoplasmatische, sondern durch eine kinoplasmatische Hautschicht abgegrenzt. Das ist aus dem Verhalten der Kernwandung bei den Kernteilungsvorgängen und ihrer Färbungsart zu entnehmen.²⁾ Nach A. Lawson³⁾, der seine Untersuchungen an den Pollen- bzw. Sporenmutterzellen von *Passiflora* und *Equisetum* ausführte, soll hingegen die Kernhöhle in nichts von einer gewöhnlichen Vakuole (Tonoplast) zu unterscheiden sein. Anders H. Miehle⁴⁾, der in den Epidermiszellen von *Hyacinthus* darin Anknüpfungspunkte für die kinoplasmatische Natur der Kernwandung zu finden meint, daß sie durch kinoplasmatische Fäden sich mit der Hautschicht verbunden zeigt.

Daß die Hautschicht, welche den Protoplasten nach außen abgrenzt, wie das schon mehrfach erwähnt wurde, kinoplasmatischer Natur sei, darauf weist besonders ihre Anlage als Zellplatte bei Zell-

¹⁾ Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Bot. Ztg., 1905, I. Abt., S. 163.

²⁾ Vgl. S. 47 dieses Berichts und E. Strasburger, Die pflanzlichen Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 523, sowie E. Strasburger, Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Ebenda, Bd. XXX, 1897, S. 381.

³⁾ On the Relationship of the nuclear Membrane to the Protoplast. Bot. Gaz., Vol. XXXV, 1903, S. 305.

⁴⁾ Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Centralbl., Bd. LXXVIII. 1898, S. 388.

teilungen hin. Denn die Zellplatte wird von kinoplasmatischen Anschwellungen der Verbindungsfäden gebildet, die miteinander verschmelzen.¹⁾ Ebenso entstehen die Zellplatten bei Vorgängen der Vielzellbildung zwischen den zuvor vermehrten Kernen.²⁾ Bei freier Zellbildung, wo einzelne Cytoplasmamassen gegen die Umgebung abzugrenzen sind, geschieht das durch Vermittlung von Kinoplasma. In den Asci der Ascomyceten, wo R. Harper³⁾ den Vorgang der durch freie Zellbildung sich vollziehenden Sporenbildung besonders eingehend studiert hat, entsendet eine am Zellkern angesammelte Kinoplasmamasse Strahlen, welche die abzugrenzende Cytoplasmamasse unwachsen und zu einer Hautschicht verschmelzen (vgl. Fig. 27).

Die Hautschicht bildet bei nackten Protoplasmakörpern ein Schutzorgan. Sie regelt den Stoffaustausch, steht zu der Membranbildung in Beziehung und dient nach F. Noll⁴⁾ als reizperzipierendes Organ. Auch in Zellen, in welchen eine starke Strömung vor sich geht, verharrt sie in Ruhe. Sie entscheidet meiner Auffassung nach über die Individualität der Zelle, daher ich auch die sog. „nichtcellularen“ Pflanzen, da sie von einer einheitlichen Hautschicht umgrenzt sind, für einzellig halte, ohne Rücksicht auf die Zahl der Kerne, die sie enthalten.

Die chemisch differente pflanzliche Zellhaut gehört hingegen nicht zum Begriff der Zelle. In diesem Sinne hatte sich Max Schultze⁵⁾ schon 1861 ausgesprochen und ein besonders starker Verfechter solcher nackter Zellen war dann Ernst Haeckel.⁶⁾

Die pflanzliche Zellhaut soll daher aus diesem Bericht über die Ontogenie der Zelle ausgeschlossen werden, sie hat den Vorwurf einer besonderen Berichterstattung zu bilden.

Hingegen lassen sich hier nicht wohl die Plasmodemesmen übergehen, wie ich die feinen Plasmafäden genannt habe⁷⁾, welche die pflanzlichen Zellen durch die Zellhäute hindurch untereinander ver-

¹⁾ E. Strasburger, l. c. 1898, S. 512. Ferner G. Timberlake, The development and function of the cellplate in higher plants. Bot. Gaz., Vol. XXX, 1900, S. 73. und Ch. E. Allen, On the origin of the middle lamella. Ebenda, Vol. XXXII, 1901, S. 1.

²⁾ E. Strasburger, l. c. 1898, S. 520.

³⁾ Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 262.

⁴⁾ Vgl. F. Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Centralbl., Bd. XXIII, 1903, S. 281.

⁵⁾ Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe, Reichert und Du Bois-Reymond Archiv 1861, S. 11.

⁶⁾ Generelle Morphologie der Organismen, Bd. I, 1866, S. 271.

⁷⁾ Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 503.

binden (vgl. Fig. 31). Sie waren wohl zuerst von W. Hofmeister im Endosperm von *Phytelephas macrocarpa* und von *Raphia taedigera* beobachtet worden, wie A. Zimmermann¹⁾ bei der Durchsicht des Hofmeisterschen Nachlasses feststellen konnte. Die ersten in der Literatur sich vorfindenden Angaben über die Plasmodesmen stammen jedoch von E. Tangl²⁾ her. Schon ihm fiel die große Ähnlichkeit auf, welche die Plasmodesmen in ihrem Verlauf und ihrer Anordnung innerhalb der Zellwände mit den zwischen Tochterkernanlagen befindlichen Verbindungsfäden zeigen. Er ließ es aber unentschieden, ob die Ähnlichkeit nur eine äußerliche oder entwicklungsgeschichtlich bedingte sei. Für letztere Annahme sprachen sich E. Russow³⁾, verschiedentlich auch W. Gardiner⁴⁾ und schließlich A. W. Hill⁵⁾ aus; mit Kienitz-Gerloff⁶⁾ mußte ich⁷⁾ jedoch ihren Ursprung aus Verbindungsfäden in Abrede stellen. Die Plasmodesmen entstehen vielmehr unabhängig von der Zellteilung. Wie ich nachzuweisen versuchte⁸⁾, werden sie nachträglich in die Membranen und zwar schon in deren jüngsten Entwicklungsstadien eingeschaltet, indem sie, von den benachbarten Protoplasten entspringend, innerhalb der Wandung aufeinandertreffen, wo sie jedoch nicht verschmelzen, sondern nur in innigen Kontakt

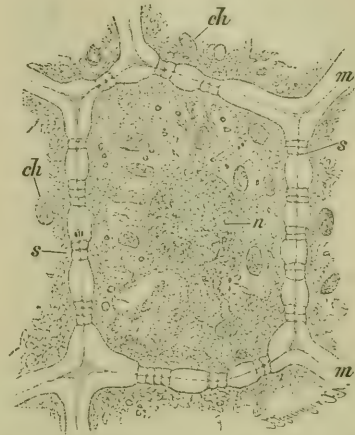


Fig. 31. Eine Zelle aus der Rinde der Mistel (*Viscum album*) nach entsprechender Härtung und Färbung der Protoplasten und Quellung der Wände (*m*). Die Schließhäute (*s*) der Tüpfel von Plasmodesmen durchsetzt. *ch* Chloroplasten, *n* Zellkern. Vergr. 1000. Aus dem Bonner Lehrbuch.

¹⁾ Historische Notiz über Plasmaverbindungen. Beitr. zur Morph. und Physiol. der Pflanzenzelle, H. 1, 1890, S. 1.

²⁾ Über offene Kommunikationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1879—1881, S. 181, 182.

³⁾ Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Stzber. der Dorpater Naturf. Gesellsch., Sept. 1883, S. 14.

⁴⁾ The histology of the Cell wall with special reference to the mode of the Connection of Cells. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. LXII, 1898, S. 110. — The Genesis and Development of the Wall and Connecting Threads in the Plant Cell. Ebenda Vol. LXVI, 1900, S. 186.

⁵⁾ The histology of the Sieve-Tubes of Pinus. Ann. of Bot., Vol. XV, 1901, S. 575.

⁶⁾ Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebeelementen in der Pflanze. Bot. Ztg., 1891, S. 40.

⁷⁾ l. c. 1901, S. 495 ff.

⁸⁾ l. c. 1901, S. 502.

geraten. Arthur Meyer¹⁾ gibt dagegen an, daß bei *Volvox* die Plasmaverbindungen von Anfang an vorhanden sind, hält jedoch die Möglichkeit einer nachträglichen Anlage weiterer Verbindungen nicht für ausgeschlossen. Er verhält sich skeptisch meinen Angaben gegen-

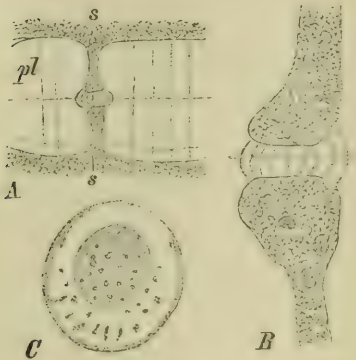


Fig. 32. *A* Ein etwas gequollenes Wandstück aus dem Endosperm der Elfenbeinpalm (Phytelephas macrocarpa). Bei *s* und *s* die aufeinander-treffenden, mit Cytoplasma erfüllten Tüpfelkanäle der beiden angrenzenden Zellen, in der Schließhaut zarte Plasmodesmen, außerdem die ganze Dicke der Zellwand durchsetzende Plasmodesmen *pl*. Vergr. 375. *B* Der Inhalt der beiden angrenzenden Tüpfelkanäle und die Plasmodesmen der Schließhaut. 1500mal vergr. *C* Die Mündungsstelle eines Tüpfelkanals und die Plasmodesmen der Schließhaut von der Fläche gesehen. 1500mal vergr.

Aus dem Bonner Lehrbuch.

über, daß die Fortsätze der Protoplasten nur aufeinandertreffen und in innige Berührung gelangen, ferner daß die Plasmodesmen der Hautschicht des Protoplasten angehören und so mit den Cilien zu vergleichen sind.²⁾ Nach ihm stellen sie zu feinen Fäden ausgezogenes Cytoplasma von pseudopodienähnlichem Bau dar. In dieser Auffassung bestärken ihn auch seine Beobachtungen an Pilzen, bei denen die Plasmodesmen durch bloße Einschnürung des Plasmas seitens der ringförmig angelegten und durch Auflagerung von Membranlamellen nach innen wachsenden Zellwand gebildet werden.³⁾

Die Anordnung der Plasmodesmen innerhalb der Zellwände weist Verschiedenheiten auf. Entweder durchsetzen sie eine Zellwand in ziemlich regelmäßigen Abständen

oder drängen sich an bestimmten Stellen besonders zusammen.⁴⁾ In auffallendster Weise zeigen sich diese Verteilungen in den Endospermzellen, deren Wände stark verdickt und mit Tüpfeln versehen sind (vgl. Fig. 32).⁵⁾ Da durchsetzen die Plasmodesmen ausschließlich die Tüpfelmembran, dicht gedrängt, in ihrer Gesamtheit an eine Kernspindel erinnernd, deren Pole die beiderseitigen Tüpfelausfüllungen

¹⁾ Die Plasmaverbindungen und die Membranen von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius* mit Rücksicht auf die tierischen Zellen. Bot. Ztg., 1896, I. Abt., S. 197.

²⁾ Referat über meine Arbeit i. d. Bot. Ztg., 1902, II. Abt., S. 104.

³⁾ Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe. Bot. Ztg., 1902, I. Abt., S. 142, 167.

⁴⁾ E. Strasburger, l. c. 1901, S. 505 und Fr. Kuhl, Die Plasmaverbindungen bei *Viscum album*. Bot. Ztg., 1900, I. Abt., Taf. III, Fig. 27.

⁵⁾ W. Gardiner, On the Continuity of the Protoplasm through the Walls of vegetable Cells. Arbeiten des Bot. Inst. Würzburg, Bd. III H. 1, 1884, S. 86. — F. Kohl, Dimorphismus der Plasmaverbindungen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1900, S. 364.

bilden würden; oder sie lassen sich einzeln an beliebigen Stellen innerhalb der verdickten Zellwand verfolgen. Erstere Plasmodesmen nennt F. Kohl¹⁾ „aggregierte“, letztere „solitäre“. In der Regel finden sich beide Arten in einer Zelle zusammen nicht vor. — Aus den Untersuchungen von R. Laubert²⁾ und F. Kienitz-Gerloff³⁾, im besonderen aber von W. Hill⁴⁾ und Fr. Kuhla⁵⁾ wäre zu entnehmen, daß bei den Phanerogamen alle lebenden Zellen, welcher Gewebeart sie auch angehören, durch Plasmodesmen miteinander verbunden sind. Selbst in denjenigen Wänden, welche die Grenze zweier Gewebearten bilden, ließen sich Plasmodesmen beobachten. Schwierig oder gar nicht möglich war ihre Sichtbarmachung in verholzten oder verkorkten Membranen. — Daß auch bei niederen Pflanzen sämtliche lebenden Zellen eines Individuums durch Plasmawege verbunden sein können, ergab sich aus den Befunden bei Pilzen.⁶⁾ — Den Plasmodesmen kommt eine allgemeine Verbreitung im Pflanzenreich zu, wie aus den neueren Publikationen von F. Kienitz-Gerloff⁷⁾ und F. Kohl⁸⁾ hervorgeht. Bei den Algen, vornehmlich den Fadenalgen, mißglückte allerdings meistens ihr Nachweis. Ein Fehlen der Plasmodesmen wäre nach F. Kienitz-Gerloff⁹⁾ bei diesen Pflanzen nicht auffällig; da jeder ihrer Zellen eine weitgehende Selbständigkeit in Ernährung und Fortpflanzung zukommt.

In den absterbenden Geweben herbstlicher Blätter, wie überhaupt bei langsamem Erlöschen der Lebensvorgänge, findet, wie ich nachzuweisen suchte¹⁰⁾, kein Einziehen der Plasmodesmen statt; die Plasmodesmen werden an Ort und Stelle desorganisiert. Bei Verletzungen jedoch, die nicht den unmittelbaren Tod des Protoplasten zur Folge hatten, und ebenso bei langsamer Plasmolyse, konnte ich ein Zurücktreten der Plasmodesmen aus den Zellwänden beobachten.¹¹⁾

¹⁾ l. c. 1900, S. 364.

²⁾ Untersuchungen von pflanzlichen Zellmembranen auf eine Durchlöcherung mittels Protoplasmas usw. Inaug.-Diss., Göttingen 1897.

³⁾ Vgl. die Mitteilung in Neue Studien über Plasmodesmen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1902, S. 94, 95.

⁴⁾ Distribution and character of connecting threads in the tissues of *Pinus sylvestris* and other allied species. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, Ser. B. Vol. 194, S. 83.

⁵⁾ l. c. 1900, S. 28.

⁶⁾ Vgl. insbesondere A. Meyer, l. c. 1902, S. 143; dort auch die übrigen Literaturangaben.

⁷⁾ Neue Studien an Plasmodesmen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1902, S. 93.

⁸⁾ Beiträge zur Kenntnis der Plasmaverbindungen in den Pflanzen. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XII, 1902, S. 343.

⁹⁾ l. c. 1902, S. 106.

¹⁰⁾ l. c. 1901, S. 554.

¹¹⁾ l. c. 1901, S. 562. Vgl. hierzu auch R. Laubert l. c. 1897, S. 20, Anm.

Mit Hilfe der Gardinerschen bzw. modifizierten A. Meyerschen Untersuchungsmethoden, die beim Nachweis der Plasmodesmen so gute Dienste bereits geleistet hatten, war es auch A. W. Hill¹⁾ möglich, die so schwierig zu verfolgende Entwicklungsgeschichte der Siebtüpfel in den Siebröhren klar zu legen und festzustellen, daß die Plasmodesmen, welche die Siebfelder der Siebplatten durchsetzen, in Schleimfäden verwandelt werden, während die Callussubstanz aus den Verdickungsschichten der Schließhaut und neu aufgelagerter Substanz hervorgeht.

Auch an der Verwachsungsstelle zwischen Reis und Unterlage waren in bestimmten Fällen Plasmodesmen sichtbar zu machen.²⁾ Sie konnten nur nachträglich eingeschaltet worden sein. Ich nehme an, daß durch diese Plasmabrücken eine Reizfortpflanzung zustande kommt, durch welche die korrelativen Wechselwirkungen zwischen den miteinander in solcher Weise vereinigten Pflanzengliedern ermöglicht wird. — Ebenso wenig wie F. Kienitz-Gerloff³⁾ und Fr. Kuhla⁴⁾ war es auch mir⁵⁾ möglich, zwischen *Viscum* und seiner Wirtspflanze Plasmodesmen nachzuweisen. Und auch bei *Cuscuta*, deren Siebröhren mit jenen der Wirtspflanze in offene Kommunikation treten, werden sonstige plasmatische Verbindungen zwischen Parasit und Wirt nicht hergestellt.⁶⁾

Die jetzige Ansicht geht dahin und läßt sich auch stützen, daß die Plasmodesmen der Reizübertragung⁷⁾ dienen. Doch kommt ihnen, wenn auch vielleicht nur in begrenzter Weise, die Aufgabe zu, in die Vorgänge des Stofftransports einzugreifen, worauf z. B. ihr Verhalten während der Keimung solcher Samen, die stark verdickte, von solitären Plasmodesmen durchsetzte Endospermwände besitzen, hinweist, wo sie die Leitung des die Auflösung der Wände bewirkenden Ferments besorgen.⁸⁾ Ob sie jedoch, wie F. Kienitz-Gerloff dies

¹⁾ The histology of the Sieve-Tubes of Pinus. Ann. of Bot., Vol. XV, 1901, S. 575; zuvor E. Strasburger, l. c. 1901, S. 522; dort auch die einschlägige Literatur, und anknüpfend an die Hilla'sche Arbeit meine Bemerkungen in der Bot. Ztg. 1902, II. Abt., S. 49.

²⁾ E. Strasburger, l. c. 1901, S. 584.

³⁾ Bot. Ztg., 1891, l. c. S. 65.

⁴⁾ l. c. 1900, S. 50.

⁵⁾ l. c. 1901, S. 599.

⁶⁾ G. J. Peirce, On the Structure of the Haustoria etc. Ann. of Botany, Vol. VII, 1893, S. 292, und E. Strasburger, l. c. 1901, S. 601, 602.

⁷⁾ W. Pfeffer, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. I, H. 4, 1885, S. 528. G. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, S. 49; auch Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, 1901, S. 149. Im übrigen weitere Literaturangaben in E. Strasburger, l. c. 1901, S. 533 ff.

⁸⁾ E. Strasburger, l. c. 1901, S. 534.

anfangs anzunehmen geneigt war¹⁾, als Bahnen für die Plasmawanderung Verwendung finden können, erscheint zum mindesten fraglich.²⁾ Die von H. Mielie³⁾, Ch. F. Hottes⁴⁾, F. R. Schrammen⁵⁾, M. Koernicke⁶⁾, B. Němec⁷⁾ und mir⁸⁾ geschilderten Fälle, in welchen selbst Kerne die Zellwand durchsetzten, um in eine Nachbarzelle zu gelangen, sind für normale Funktionen der Plasmodesmen nicht entscheidend. Denn in allen den Fällen handelte es sich um Vorgänge, die durch eine Alteration der Objekte, Wirkungen von Verletzung, zur Fixierung benutzten Chemikalien, abnormen Temperaturen, veranlaßt worden waren. Doch sind tatsächlich in letzter Zeit auch Angaben auf diesem Gebiet hinzugekommen, welche zeigen, daß die Wanderung von Kernen durch die Zellhaut auch zum Entwicklungsgang einer Pflanze gehören kann. Nach den Schilderungen von Br. J. Farmer, J. E. S. Moore und L. Digby⁹⁾ dringen in den Prothallien apogamer Farne in der Region, in der neue Sprosse auf ungeschlechtlichem Wege erzeugt werden sollen, einzelne Kerne durch die Wand in benachbarte Zellen ein, um mit deren Kernen zu verschmelzen und auf diesem Wege die für die diploide Generation notwendige Chromosomenzahl zu schaffen. — Bei den Pilzen, wo auch unter gewöhnlichen Umständen Kerne aus einem Abschnitt der Hyphe in einen anderen gelangen können, entsprechen die Plasmabrücken, die den Übergang vermitteln¹⁰⁾, den Plasmodesmen der höheren Pflanzen meines Erachtens nicht, daher auch die Angaben von O. Reinhardt¹¹⁾ und Charlotte Ternetz¹²⁾, daß bei den Pilzen eine Plasmawanderung von einer Zelle in die andere durch die Poren

¹⁾ Bot. Ztg., 1891, S. 56. — Ebenda 1893, I. Abt., S. 40. Dagegen die letzte Abhandlung desselben Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1902, S. 110.

²⁾ Näheres darüber in Pfeffers Pflanzenphysiologie. II. Aufl., Bd. I, 1897, S. 96 ff., und in E. Strasburger, l. c. 1901, S. 533 ff.

³⁾ Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora, Bd. 88, 1901, S. 105.

⁴⁾ cf. in E. Strasburger, l. c. 1901, S. 552.

⁵⁾ Über die Einwirkung von Temperaturen usw. l. c. 1902, S. 87.

⁶⁾ Über Ortsveränderung von Zellkernen. Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. in Bonn, 1901, S. 14.

⁷⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen l. c. 1903, 1904.

⁸⁾ l. c. 1901, S. 550.

⁹⁾ On the cytology of apogamy and apospory I, Prelimin. Note on apogamy. Proceed. of the Roy. Soc., Vol. 71, 1903, S. 453.

¹⁰⁾ cf. Grant Smith, The Haustoria of the Erysiphe. Bot. Gaz., Vol. XIX, 1900, S. 164. Ferner W. Ruhland, Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Ztg., 1901, I. Abt., S. 187, Fig. 19, 20. Vernon H. Blackmann, On the Fertilization, Alternation of Generations and general Cytology of the Uredineae. Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, S. 323.

¹¹⁾ Das Wachstum der Pilzhypphen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIII, 1892, S. 562.

¹²⁾ Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei *Ascophanus carneus*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 273.

der Hyphenquerwände erfolgt, nicht für die Leitungsaufgabe der Plasmodiesmen entscheiden. Denn die genannten Poren sind nach A. Meyer¹⁾ weitere Öffnungen, die innerhalb ringförmig angelegter Zellwände zurückbleiben.

Auf solche Verschmelzungen von Protoplasten, wie sie sich bei der Vereinigung von Myxomycetenamöben zu Plasmodien, oder beim Auflösen der Wände aufeinander treffender Pilzhypphen oder Milchröhren vollziehen, will ich hier nur hinweisen. Eine Zusammenstellung der diesbezüglichen Fälle würde man in A. Meyers Bericht über „Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe“ finden.²⁾

Nur kurz berührt sei auch das auf die Peridineen, Desmidiaceen und Diatomeen eingeschränkte Vorkommen eines extramembranösen Plasmas oder Außenplasmas, wie es F. Schütt³⁾ des Näheren geschildert hat. Diesem Außenplasma können eine Reihe von Funktionen zufallen, deren wichtigste nach Schütt in der Beteiligung am Membranaufbau, nach O. Müller⁴⁾ in der Vermittlung der Diffusion oder der Gallertbildung besteht. Bei Diatomeen glaubte P. Hauptfleisch⁵⁾ durch die Poren der Längsseite heraustretende, feine Plasmafortsätze auch gesehen zu haben. O. Müller⁶⁾ wandte sich jedoch gegen diese Angabe. Nach ihm soll die Raphe die Leitung lebender Plasmaströme auf die äußeren Schalenflächen vermitteln, doch stellt wiederum R. Lauterborn⁷⁾ diese Behauptung in Zweifel. Auf Grund weiterer Untersuchungen über Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen erscheint es O. Müller⁸⁾ wahrscheinlich, daß auch durch diese Poren und Porenkanäle Plasma von innen nach außen befördert werde. Wie weit es aber austritt, um sich als extramembranöses Plasma auf der Oberfläche auszubreiten, läßt er unentschieden. G. Karsten⁹⁾ will die Schüttschen Angaben über das

¹⁾ l. c. Bot. Ztg., 1902, I. Abt., S. 150.

²⁾ Ebenda, S. 150, 170.

³⁾ Die Peridineen der Planktonexpedition, I. Teil. Studien über die Zelle der Peridineen. Ergebnisse der Planktonexpedition der Humboldtstiftung. Herausgegeben von Hensen, Bd. IV, 1895, S. 128. — Centrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII, 1899, S. 594.

⁴⁾ Kammern und Poren in der Zellwand der Bacillariaceen II. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1899, p. 443.

⁵⁾ Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. Mitt. d. naturw. Vereins für Neu-Vorpommern und Rügen. 1895.

⁶⁾ Die Ortsbewegung der Bacillariaceen III. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1896, S. 54 ff.

⁷⁾ Besonders in Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 1896.

⁸⁾ l. c. 1899, S. 443.

⁹⁾ Referat über die Arbeit Schütts. Bot. Ztg., 1899, II. Abt., S. 329.

Vorhandensein von extramembranösem Plasma nicht gelten lassen, während Schütt seinen Standpunkt auch weiterhin¹⁾ verteidigt.

Der Vollständigkeit halber sei noch eingeschaltet, daß das Vorkommen von „intercellularem“, die Interzellularen höher organisierter Pflanzen auskleidendem oder auch ausfüllendem Plasma, über das seit E. Russow verschiedentlich Angaben auftauchten, nach den neueren Untersuchungen von L. Kny²⁾ an Lupinensamen zum mindesten sehr fraglich erscheint.

Von dem Wunsch erfüllt, das Gesamtgebiet der Kern- und Zellteilung sofort zu umfassen, oder doch wenigstens dem Gedanken Ausdruck zu geben, daß dies Gebiet ein einziges großes Ganze bildet, nahm ich in die erste Auflage meines Zellenbuches 1875 auch die Protisten auf.³⁾ Ich hielt an diesem Vorhaben auch in der zweiten und dritten Auflage meines Zellenbuches noch fest und kam darauf in dem 1900 erschienenen Hefte meiner Histologischen Beiträge zurück. Dessenungeachtet müssen die Protisten von dieser Berichterstattung ausgeschlossen bleiben, da ihr Forschungsgebiet so angewachsen ist, daß es eine eigene Besprechung verlangt. Hier wäre nur die Kernfrage bei den Bakterien und Cyanophyceen zu berühren, sowie die Kontroversen, die sich an sie knüpfen. Ferner der eigenartige Teilungsvorgang der Kerne bei den Diatomeen, da diese wohl endgültig ihren Platz im Pflanzenreich gefunden haben.

Was zunächst die Bakterien betrifft, so gehen die Meinungen über die Natur der in ihrem Protoplasma erkennbaren, in ihrem

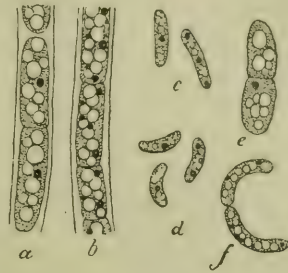


Fig. 33. *a* und *b* *Cladotrix dichotoma* mit Scheide und einem (*a*) oder mehreren (*b*) Chromatinkörnern in jeder Zelle. *c* Typhusbazillen, *d* *Vibrio cholerae*, *e* *Bacillus Anthracis*, *f* *Spirillum undula* ebenfalls die dunkelgehaltene Chromatinkörner im vakuoligen Zellplasma zeigend. Nach A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien. 1903.

¹⁾ Die Erklärung des centrifugalen Dickenwachstums der Membran. Bot. Ztg., 1900, II. Abt., S. 245. — Centrifugale und simultane Membranverdickungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900, S. 470.

²⁾ Über das angebliche Vorkommen lebenden Protoplasmas in den weiteren Lufträumen von Wasserpflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1900, S. 43. Dort auch die ältere Literatur. — Ferner Studien über intercelluläres Protoplasma I, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1903, S. 29; II, Ebenda, 1904, S. 347; III, Ebenda, 1905, S. 96. Dazu A. R. Michniewicz, Stzber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, 92. Bd. 1903, S. 483; ferner Über Plasmodesmen in den Samen von Lupinusarten und ihre Beziehung zum intercellularen Plasma. Österr. bot. Zeitschr., 1904, Nr. 5.

³⁾ Dritter Teil. Einige Bemerkungen über Zellbildung und Zellteilung im Protistenreiche, S. 199.

Verhalten Farbstoffen gegenüber, sich wie Chromatin verhaltenden Körperchen (vgl. Fig. 33) noch weit auseinander. Arthur Meyer¹⁾ war es in letzter Zeit, der besonders für die Kernnatur der genannten Körperchen eintrat, während Alfred Fischer²⁾ und W. Migula³⁾ sie nicht als Kerne gelten lassen wollen. Ein Blick in die letzten Jahrgänge des Centralblattes für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten zeigt, daß jede der beiden Ansichten zahlreiche Anhänger gefunden hat. Angaben über eine karyokinetische Teilung der in Betracht kommenden Gebilde, wie sie von B. Rayman und K. Kruis⁴⁾ besonders von F. Vejdowski⁵⁾ gemacht werden, nehmen selbst eifrige Anhänger ihrer Kernnatur mit Vorbehalt auf, so auch E. Jahn⁶⁾ in seinem Bericht über die genannten Arbeiten. — Hinzugefügt sei, daß von einzelnen Forschern junge Sporenanlagen von Bakterien als Ganzes für Kerne angesehen wurden⁷⁾, und daß O. Bütschli⁸⁾, im Gegensatz zu A. Meyer⁹⁾, wiederholt die Meinung vertrat, daß zum mindesten die Hauptmasse des Bakterienleibes einen geformten Zellkern darstelle.

Bei den Cyanophyceen schien es vor kurzem, als wenn die Kernfrage ihrer Lösung nahe sei. Das läßt sich für den Augenblick nicht mehr behaupten. Besonders ist es Alfred Fischer¹⁰⁾, welcher der Cyanophyceenzelle einen Kern abspricht und in dem „Centralkörper“ nur einen mittleren, mit Assimilationsprodukten und Reservestoffen beladenen Protoplastenteil erblickt, der von einem hohlcyllindrischen Chromatophor umhüllt sein soll. Mit der A. Fischerschen Deutung des Cyanophyceen-Centralkörpers deckten sich im wesentlichen die An-

¹⁾ Studien über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Bakterien, ausgeführt an *Astasia asterospora* A. M. und *Bacillus tumescens* Zopf. Flora 1897, Erg.-Bd. S. 199. — Über Geißeln, Reservestoffe, Kerne und Sporenbildung der Bakterien, Flora, 1899, S. 456. — Praktikum der bot. Bakterienkunde, 1903, S. 85.

²⁾ Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, 1897, S. 116. — Vorlesungen über Bakterien, 1897, S. 7 u. II. Aufl., 1903, S. 6.

³⁾ Weitere Untersuchungen über *Astasia asterospora* Meyer. Flora, Bd. 85, 1898, S. 145. — System der Bakterien, I. Bd., 1897, S. 72.

⁴⁾ Etudes chimiques et biologiques, P. III. Bull. internat. de l'acad. d. sc. d. Bohême, T. VIII. 1903.

⁵⁾ Über den Kern der Bakterien und seine Teilung. Centralbl. f. Bakteriolog. usw., II. Abt., Bd. XI, 1904, S. 481.

⁶⁾ Naturwiss. Rundschau, XIX. Jahrg., 1904, S. 366.

⁷⁾ Zuletzt Fr. Schaudinn, Beitr. z. Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen, I. *Bacillus Bütschlii* n. sp. Archiv f. Parasitenk., Bd. I, 1902, S. 306.

⁸⁾ Zuletzt in seinen Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakterien. Arch. f. Protistenk., I. Bd., 1902, S. 42.

⁹⁾ Bot. Ztg., 1903, II. Abt., S. 5.

¹⁰⁾ Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, 1897, S. 66.

gaben von A. B. Macallum¹⁾, E. Zacharias²⁾ und J. Massart.³⁾ Andererseits traten ihr O. Bütschli⁴⁾, R. Hegler⁵⁾ und F. Kohl⁶⁾, ferner H. Wager⁷⁾, E. Olive⁸⁾ und O. P. Phillips⁹⁾ entgegen, die sich in der entschiedensten Weise für die Kernnatur des Centrialkörpers der Spaltalgen erklärten. Schon R. Hegler¹⁰⁾ und O. Bütschli¹¹⁾ brachten Teilungsbilder der Centrialkörper zur Anschauung und stellten sie zum Teil mit chromosomartigen Gebilden aus. Eine besonders eingehende Behandlung erfuhr das strittige Thema durch F. Kohl¹²⁾ und unabhängig von ihm auch durch H. Wager¹³⁾, E. Olive¹⁴⁾ und O. P. Phillips¹⁵⁾, wobei die gemachten Angaben sich vielfach deckten. Nach F. Kohl stellt der Centrialkörper, den er als Kern gedeutet wissen will, ein selbständiges Organ des Protoplasten dar. In der Regel liege er in der Mitte der Zelle, bestehe aus einer nur wenig tingierbaren Grundmasse, in die eine chromatische Substanz, welche bestimmte Farbstoffe stärker speichert, eingelagert sei. Außerdem führe der Centrialkörper eigenartige Einschlüsse, die sog. Centrialkörner. Dieser Centrialkörper, der Kern, unterscheide sich von den Kernen höherer Organismen nur durch seine abweichende Gestalt, durch das Fehlen einer deutlich färbbaren Kernmembran und von Nukleolen. Die periphere Kernmasse zeige sich in feine Ausstrahlungen zerteilt, die aber beim Einwirken der meisten Fixierungsmittel

¹⁾ On the cytology of non-nucleate Organisms. Transact. of the Canadian Institute 1899, Vol. VI, S. 439.

²⁾ Über die Zellen der Cyanophyceen. Bot. Ztg., 1890, S. 1. — Über die Cyanophyceen. Abh. a. d. Geb. der Naturw., herausg. vom Naturw. Verein zu Hamburg, Bd. XVI, 1900. — Über die Cyanophyceen. Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst., Bd. XXI, 1903, S. 49.

³⁾ Recherches sur les organismes inférieurs, V. Sur le protoplasme des Schizophytes. Mém. couronn. et autres mém. de l'acad. Belg., T. LXI, und Recueil de l'institut bot. d. l'Univ. de Bruxelles, publ. par L. Errera, T. V., 1901, S. 251.

⁴⁾ Zuletzt l. c. 1902, S. 47.

⁵⁾ Untersuchungen über die Organisation der Phycocchromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 311.

⁶⁾ Über die Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle und die mitotische Teilung ihres Kerns. 1903.

⁷⁾ The cell structure of the Cyanophyceae. Prel. paper. Proc. of the Roy. Soc., Vol. 72, 1903, S. 401.

⁸⁾ Mitotic division of the Nuclei of the Cyanophyceae. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XVIII, 1. Abt., 1905, S. 9.

⁹⁾ A comparative Study of the Cytology and movements of the Cyanophyceae. Contrib. from the Bot. Labor. of the Univ. of Pennsylvania, Vol. II Nr. 3, 1904, S. 237.

¹⁰⁾ l. c. 1901.

¹¹⁾ l. c. 1902.

¹²⁾ l. c. 1903.

¹³⁾ l. c. 1903.

¹⁴⁾ l. c. 1905; verspätet publiziert.

¹⁵⁾ l. c. 1904.

eingezogen würden. Der Beginn der Teilung des Centralkörpers werde durch Zunahme der in ihm enthaltenen färbbaren Substanz, des Chromatins, angezeigt. Ein Kernfaden lasse sich hierauf erkennen, der weiterhin in Segmente (Chromosomen) von bestimmter Zahl zerfalle. Diese würden nach gesetzmäßiger Umformung und Umlagerung in äquivalenten Mengen auf die beiden zu bildenden Tochterkerne verteilt. Der Centralkörper erfahre dabei eine mittlere Einschnürung, was eine große Ähnlichkeit mit amitotischen Kernteilungen veranlasse (vgl. Fig. 34). In der eingeschnürten Partie ließen sich faserige Strukturen, die Kohl als Spindelfasern deutet, erkennen. Die unterdes ringförmig angelegte Zellscheidewand dringe immer tiefer ins Zellinnere vor, um den Protoplasten zu teilen. In den Tochterkernanlagen vollziehe sich weiterhin die Vereinigung der Chromosomen zum Tochterkernfaden. — Zu ähnlichen Resultaten, wie F. Kohl, gelangte unabhängig von ihm H. Wager.¹⁾ Auch er glaubt im Centralkörper der Cyanophyceen bestimmte Merkmale der Kerne höherer Pflanzen wiederzufinden und faßt ihn als einen Kern von einfachem Bau auf. Eine eigene Membran besitzt dieser Kern nicht. In seinem Inneren zeigt sich ein Netzwerk, in dessen Fäden Körner eingelagert sind, die sich mit allen gebräuchlichen Kernfarbstoffen intensiv färben, den Verdauungsflüssigkeiten widerstehen und wie Chromatin Phosphorreaktion geben. Die Kernteilung scheint Wager amitotisch oder rudimentär mitotisch vor sich zu gehen, und der Zell- und Kernteilungsvorgang nicht in innerem Zusammenhang zu stehen. — Der Hauptsache nach entsprechende und noch eingehendere Angaben macht E. Olive.²⁾ Auch ihn führen seine Beobachtungen zu dem Schluß, daß im Centralkörper der Kern der Cyanophyceenzelle vorliege. E. Olive gibt auch eine mitotische Teilung dieser Kerne an, die mit Spindelbildung, Chromosomensonderung, Längsspaltung der Chromosomen, Verteilung der Spaltungsprodukte auf die Tochterzellen verbunden sei. Auch soll die Chromosomenzahl konstant sein. Die Zellteilung sah Olive sich unabhängig von der Kernteilung vollziehen, ein Ergebnis, zu dem hierauf auch O. P. Phillips³⁾ kam, der ebenfalls für die Kernnatur des Centralkörpers eintrat. Die Kern-

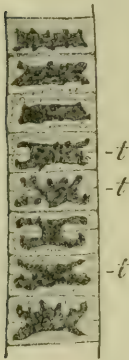


Fig. 34. Stück eines Fadens von *Oscillaria princeps* mit Zellen in Teilung (t), bei welchen die Einschnürung des Centralkörpers zu erkennen ist. Nach E. Strasburger, Kleines botan. Praktikum, 5. Aufl., 1904.

¹⁾ l. c. 1903.

²⁾ l. c. 1905.

³⁾ l. c. 1904.

teilung läßt aber Phillips sich auf zweierlei Weise vollziehen. Entweder schnüre sich der ein Chromatinnetzwerk enthaltende Kern in zwei Hälften durch, oder er bilde rudimentäre Chromosomen und eine Spindel für den Vorgang aus. Eine Längsspaltung des Spirems und der Chromosomen konnte Phillips nicht feststellen, dagegen gibt er an, daß das Chromatin des ruhenden Kerns in hohlen Bläschen angesammelt sei, aus welchen es auf das Netzwerk übergehe, wie aus den Nukleolen bei höheren Pflanzen.

Auffallend ist es, daß diese Übereinstimmungen zum größten Teil unabhängig voneinander erlangt wurden, und das verleiht ihnen eine unleugbare Bedeutung.

Andererseits gelangten noch, bevor die Untersuchungen von Olive und Phillips erschienen waren, Aufsätze von E. Zacharias¹⁾ zur Veröffentlichung, in welchen er den Heglerschen²⁾ und Kohlschen³⁾ Deutungen und Befunden entgegentrat. Zacharias erklärte die für die Teilungsbilder der Centralkörper geschilderten Chromosomen für Vorsprünge, Leisten und dergl. der Centralkörper; die im isthmusartigen Verbindungsstück der Teilungsprodukte beschriebenen Fasern läßt er nicht als Spindelfasern gelten und hält an den Ergebnissen seiner Beobachtungen vom Jahre 1890⁴⁾ fest, daß der Centralkörper der Cyanophyceenzelle in seinem Verhalten erheblich von den genauer untersuchten Zellkernen anderer Organismen abweicht. Er hält es jedoch nicht für ausgeschlossen, daß phylogenetische Beziehungen zwischen den Centralkörpern und den Kernen höherer Organismen bestehen.

Noch ablehnender verhält sich in dieser Beziehung Alfred Fischer in seiner letzten Arbeit.⁵⁾ Den von ihm angewandten Reaktionen zufolge bestehen die von R. Hegler und F. Kohl. von E. Olive und O. P. Phillips beschriebenen Kernteilungsfiguren der Cyanophyceen aus einem Kohlehydrat, das er Anabaenin nennt und das im Centralkörper in Form von kugeligen oder scheibenförmigen Gebilden, den Centralkörnern, oder in Form von Knäueln und Chromosomen ähnlichen Körperchen, die bei der Zellteilung pseudomitotische Umlagerungen erfahren, abgelagert wird. Die Teilungszustände des Centralkörpers bezeichnet Fischer demgemäß als Kohlehydratmitosen. Diese Ergebnisse seiner neuen Untersuchungen bestimmen ihn, auf seinem alten Standpunkt zu verharren; er hält den Centralkörper für den inneren vom Chromatophor umschlossenen Teil des Cytoplasmas und spricht ihm jede Kernähnlichkeit ab.

¹⁾ Bot. Ztg., II. Abt., 1901, S. 321; Jahrb. d. Hamb. Wiss. Anst., Bd. XXI. 1903

²⁾ l. c. 1901.

³⁾ l. c. 1903.

⁴⁾ l. c. 1890, S. 67.

⁵⁾ Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg., I. Abt., 1905, S. 51.

So ist denn wieder die Frage nach der Kernhaltigkeit der Cyanophyceenzelle zur Diskussion gestellt und dürfte noch manche Gegensätze zeitigen. Es liegen auch schon neue Untersuchungen von A. Guilliermond vor¹⁾, die sich der Kernnatur des Centralkörpers bis zu einem gewissen Grade annehmen. Doch erblickt Guilliermond in diesen Gebilden nicht vollwertige Kerne, vielmehr Kerne, die auf ein Chromatinnetz reduziert seien. Eine Wandung gehe ihnen in allen Fällen ab. Bei der Teilung wären weder Spireme noch Teilungen der chromatischen Granulationen zu beobachten, wohl aber bestimmte Aneinanderreihungen der chromatischen Fäden, ihre mediane Teilung und Dispiremstadien. Man habe den Eindruck eines zwischen direkter Teilung und Mitose liegenden Vorgangs.

In mancher Beziehung eigenartig verhalten sich die Kerne der Diatomeen bei ihrer Teilung.

Als Entdecker des Kernes bei den Diatomeen kann W. O. Focke gelten, der im Jahre 1854 ihn für *Pinnularia viridis* und *Surirella biseriata* beschrieb. Doch erst durch Joh. E. Lüders wurde im Jahre 1862 das Vorhandensein eines Kernes für jede Diatomeenzelle gefordert, eine Angabe, der E. Pfitzer in seinen Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Bacillariaceen im Jahre 1871 beistimmte. Die inneren Strukturverhältnisse dieser Kerne blieben zunächst noch unbekannt. Nur gelegentlich wies 1891 O. Bütschli auf sie hin. R. Lauterborn²⁾ war es dann vorbehalten, durch eingehende Untersuchungen tiefer in sie einzudringen. Ihm verdanken wir auch die erste erschöpfende Schilderung der Teilungsvorgänge. Der nierenförmige Kern der *Surirella calcarata*, der sich als besonders günstig für die Untersuchung erwies, hatte ein mit zahlreichen Chromatinkörnchen besetztes Netzwerk aufzuweisen. In seiner Bucht barg sich ein Centrosom. Dieses sah Lauterborn bei Beginn der Kernteilung hervortreten und mit Plasmastrahlung sich umgeben. In der Umgebung des Centrosoms trat die Anlage eines eigenartigen Gebildes auf, dem im Teilungsvorgang der Diatomeenkerne eine besondere Rolle zufällt und das die Centralspindel liefert. Diese Anlage erscheint zunächst in Gestalt eines kleinen, sehr blassen Kügelchens dicht neben dem Centrosom, mit dem sie auch in der Größe anfangs übereinstimmt. Sie scheint einer Teilung oder viel-

¹⁾ Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. Comptes rend. de l'acad. d. Sc. de Paris, 28. Août, 1905, S. 427. — L'appareil chromidial des Cyanophycées et sa division. Comptes rend. des séances de la soc. de Biologie, 16. Déc. 1905, T. LIX, S. 639.

²⁾ Über Bau und Kernteilung der Diatomeen. Verh. d. Naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. V, H. 2. 1893. Ferner Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 1896. Dort auch S. 43 die älteren Literaturangaben.

leicht auch Knospung des Centrosoms zu entstammen. An Größe zunehmend nähert sie sich dann dem Kern, um dort zu einer sehr voluminösen, aber stets außerordentlich blassen Kugel anzuschwellen. Erst dann beginnt auch der Kern Zeichen der Veränderung zu zeigen. Das Gerüstwerk lockert sich auf, die Chromatinkörnchen ordnen sich in Reihen, so daß perlschnurförmige Stränge entstehen; die Nukleolen dauern zunächst noch fort. Nunmehr setzt sich die centrale Plasmabrücke, in welcher der Kern liegt, nach dem breiten Zellende zu in Bewegung, wo es mehr Raum für den Teilungsvorgang gibt. Aus der großen blassen Kugel neben dem Kern geht eine etwas gewölbte rundliche Platte hervor, die, ihre Fläche den Schalenseiten zuwendend, das Plasma in schiefer Richtung durchsetzt. Im Kern verschmelzen nunmehr die Chromatinkörnchen untereinander und heben sich als glatte, stark gewundene, tief gefärbte Fäden von dem blassen grobmaschigen Gerüstwerk ab. Die Nukleolen verschwinden. Währenddessen hat der Kern seine Einbuchtung ausgeglichen und ellipsoidale Gestalt angenommen. Das Centrosom erscheint jetzt kleiner; es befindet sich in der Nähe des Schalensandes und berührt fast die nach innen zu folgende Centralspindel. An diese schließt der Kern an, dessen Fadenwerk unterdessen zum lockeren Knäuel sich entwickelt hat. Dann nimmt die Centralspindel, die an den Polen je eine dunkle kugelige Substanzansammlung aufweist, die Gestalt eines Cylinders an (vgl. Fig. 35, 1), der allmählich immer höher wird, wobei sich eine zarte Längsstreifung an ihm erkennen läßt. Die Begrenzung der Centralspindel gegen das umgebende Plasma ist äußerst scharf. Während des Größerwerdens der Centralspindel zerfällt der lockere Kernfadenknäuel in schleifenförmige Chromosomen. Das Centrosom verschwindet. Seine Rolle wird übernommen von den beiden kugeligen, an den Polflächen der Centralspindel befindlichen Ansammlungen, die sich, wie der fernere Verlauf zeigt, zu Centrosomen ausgestalten. Die Centralspindel wächst innerhalb kurzer Zeit zu einem garbenförmigen Gebilde heran, dessen Polflächen konkav gewölbt oder etwas wellenförmig gebogen erscheinen. Sobald sie höher als breit geworden ist, senkt sie sich schief in den Kernraum hinein, rückt unter ständiger Größenzunahme gegen die Mitte und stellt sich senkrecht auf beide Schalenseiten ein. Die unterdes längsgespaltenen Chromosomen ordnen sich in dem dunkler gefärbten Äquator der Spindel zu einem immer dicker werdenden Ringe an, in dem später kaum noch die einzelnen Chromosomen sich erkennen lassen. An den beiden schwach gebogenen Polflächen bilden die neu entstandenen Centrosomen jetzt sehr große blasse Kugeln, auf die Plasmastrahlen centriert sind. Weiterhin trennen sich die Tochterchromosomen voneinander, was sich in einer Verdoppelung des die Centralspindel umschließenden Chromosomenringes kundgibt. Die

Tochterchromosomen gleiten an der Centralspindel entlang, wobei sich diese beträchtlich streckt und ihre Gestalt aus der Garben- in die Cylinderform überführt (vgl. Fig. 35, 2). Bei Ausbildung der

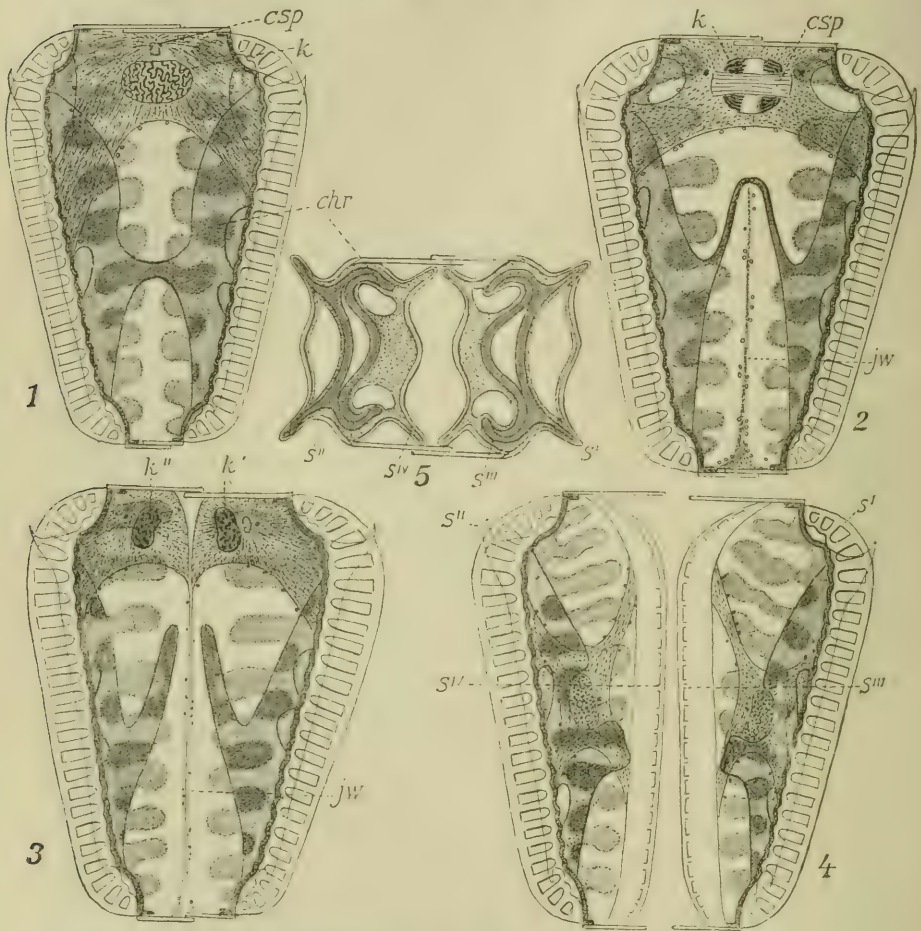


Fig. 35. Kern- und Zellteilung bei *Surirella calcarata* nach R. Lauterborn. 1 Wanderung des Kerns an einen Pol der Zelle. Centralspindel kurzcyllindrisch. 2 Auseinanderweichen der Tochterchromosomen an der gestreckten Centralspindel; erste Anlage der jungen Zellwand. 3 Bildung der Tochterkerne, die polaren Enden der Centralspindel abgeschnürt. Zellteilung vollendet. 4 Kerne nierenförmig, in den Buchten die Centrosomen. Beginn der Schalenbildung. 5 Schalen vollendet. s^I s^{II} alte, s^{III} s^{IV} junge Schalen. jw Junge Wand. k Kern. chr Chromatophor. csp Centralspindel.

Tochterkerne aus ihren zunächst ringförmig gestalteten Anlagen werden die polaren Enden der Spindel vom äquatorialen Teile getrennt (Fig. 35, 3). Eine „Ringfalte“ dringt nun vom schmäleren Zellende aus nach innen zwischen die Tochterkernanlagen vor und teilt

schließlich die ganze Zelle in zwei Hälften. Währenddessen rekonstruieren sich die Tochterkerne und werden nierenförmig. Die Spindelenenden verschwinden und die Centrosomen nehmen ihren Platz in den Buchten der Kerne ein (vgl. Fig. 35, 4), wobei die sie umgebende Strahlung wieder deutlicher vortritt. — *Pinnularia viridis* verhält sich ähnlich wie *Surirella*; dagegen weichen *Nitzschia sigmoides*, *Pleurosigma attenuatum* und *Pinnularia oblonga* insofern von dem für *Surirella* geschilderten Verhalten ab, als sie keinen geschlossenen Chromosomenring ausbilden, ihre Chromosomen vielmehr einzeln zu erkennen bleiben. Um ihre garbenförmige Spindel herum bilden sie außerdem eine vermutlich dem Kern selbst entstammende tonnenförmige Spindel aus.

In der Hauptsache stimmen mit den von R. Lauterborn für die vegetative Kernteilung von *Surirella calcarata* gemachten Angaben die Ergebnisse überein, zu welchen G. Karsten¹⁾ vier Jahre später bei der Untersuchung der Kernteilungen gelangte, die der Auxosporenbildung bei *Surirella saxonica* vorausgehen. Vorhandene Unterschiede waren wohl vorwiegend durch Verschiedenheit des Materials und der untersuchten Entwicklungszustände bedingt. So ließ im Karstenschen Objekt das Centrosom sich erst erkennen während der Ausbildung der Plasmastrahlungen. Ferner trat die Centralspindelanlage als ein unmittelbar dem Centrosom anliegendes Gebilde erst in Erscheinung, nachdem der Kern am oberen Zellende angelangt war. Karsten hält ferner die Centralspindel für einen Hohlzylinder, während Lauterborn nur eine konkave Aushöhlung ihrer Polflächen zuzugeben scheint. Von einer Entstehung der Centrosomen aus kugelförmigen, den Polflächen einseitig anliegenden Ansammlungen konnte sich Karsten weder beim Studium der ersten noch der zweiten Kernteilung überzeugen. Es schien vielmehr in den nach der ersten Teilung auseinanderweichenden ringförmigen Tochterkernanlagen der verdickte Centralspindelrand erhalten zu bleiben, und bei Beginn der zweiten Teilung zu einer neuen Centralspindel auszuwachsen. Aus dem Centralspindelrest des sog. Großkerns, des einzigen Kerns, der von den durch die beiden aufeinanderfolgenden Teilungen gebildeten 4 Kernen erhalten bleibt, geht aller Wahrscheinlichkeit nach wieder das Centrosom hervor.

Die eigenartigen Vorgänge, welche die Kernteilung bei den Diatomeen begleiten, haben etwas gleiches im organischen Reiche nicht aufzuweisen. Sie stehen somit zunächst noch ziemlich isoliert da, wenn es auch nicht an Versuchen gefehlt hat, einige Anknüpfungspunkte in Vergleichen mit den Infusorien zu finden.

¹⁾ Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura*. Flora, Bd. 87, 1900, S. 253.

In den Entwicklungsgang der angiospermen Embryosäcke gehört, wie seit meinen Untersuchungen von 1877 bekannt ist¹⁾, eine Kernverschmelzung. Von den vier Kernen, die im oberen und unteren Embryosackende gebildet werden, dienen nur je drei der Zellbildung. Die vierten Kerne bleiben frei, fallen der inneren Embryosackzelle zu und wandern gegeneinander, um zu verschmelzen. Man hat sie Polkerne genannt, ihr Produkt den sekundären Embryosackkern. Abweichungen von dem gewohnten Entwicklungsvorgang kommen insofern vor, als etwa, wie in den Embryosäcken von *Peperomia*²⁾ und von *Gunnera*³⁾, der sekundäre Embryosackkern aus der Verschmelzung nicht von zwei, sondern von einer größeren Zahl Kerne hervorgeht.

Während in Zellen, die ihrer Eigenart nach mehr als einen Kern führen, so den vielkernigen Zellen der unteren Abteilungen der Algen und Pilze, ferner auch den Milchröhren der höchst organisierten Gewächse, die Kerne sich dauernd gesondert zu halten pflegen, neigen sie zur Verschmelzung in solchen Zellen, die normalerweise auf nur einen Kern eingerichtet sind, denen aber aus irgendwelcher Veranlassung mehrere Kerne zufielen. Das läßt sich in neu angelegten Endospermzellen von Angiospermen besonders oft feststellen. So trat mir⁴⁾ dieser Vorgang zunächst in Endospermzellen von *Corydalis cava* entgegen, wo vielfach während der Vielzellbildung einzelne Zellen mehrere Kerne erhalten. (G. Tischler⁵⁾ konnte diese Erscheinung für das gleiche Objekt bestätigen. Für das Endosperm von *Tulipa Gesneriana* berichtete A. Ernst⁶⁾ dasselbe, und die Angaben von J. E. Humphrey⁷⁾ deuten auf gleiche Erscheinungen im Endosperm von *Canna indica* hin. Doch auch in bestimmten normal mehrkernigen Pleromzellen von *Euphorbia*-Arten konnten Kernverschmelzungen von B. Němec⁸⁾ und J. Smolak⁹⁾ beobachtet werden, so daß diese auch in solchen Zellen nicht ganz ausgeschlossen erscheinen. Vergrößerte

¹⁾ Über Befruchtung und Zellteilung, S. 32, 34 u. a. m.

²⁾ D. S. Johnson, On the Endosperm and Embryo of *Peperomia pellucida*. Bot. Gaz., Vol. XXX, 1900, S. 1, und D. H. Campbell, The Embryosac of *Peperomia*, Ann. of Bot., Vol. XV, 1901, S. 100.

³⁾ H. Schnegg, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora, Bd. 90, 1902, S. 205.

⁴⁾ Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, S. 26.

⁵⁾ Untersuchungen über die Entwicklung des Endosperms und der Samenschale von *Corydalis cava*. Verh. d. naturhist.-mediz. Vereins. Heidelberg, N. F. VI. 1900, S. 361.

⁶⁾ Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosacks und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora, Bd. 88, 1901, S. 61.

⁷⁾ The Development of the seed in Scitamineae. Ann. of Bot., Vol. X, 1896 S. 15.

⁸⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, IV. Mitt. Sitz. d. böhm. Gesellschaft d. Wiss. in Prag, 1904, S. 13.

⁹⁾ Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen. Bull. intern. de l'Acad. des sc. de Bohême, Bd. IX, 1904, S. 1.

Kerne bei *Spirogyra*, die tatsächlich eine Mehrzahl von Kernen darstellen und dies durch eine entsprechend vergrößerte Zahl von Chromosomen bei ihrer Teilung anzeigen, können entstehen, wenn, wie J. J. Gerassimoff¹⁾ und C. van Wisselingh²⁾ zeigten, das Zuendeführen von Kernteilungen durch Abkühlung bzw. Einwirkung anästhesierender Mittel verhindert wird. Den gleichen Ursprung hatte ein Teil der doppelwertigen Kerne, welche B. Němec³⁾, bzw. J. Blazek⁴⁾ in den Wurzelzellen von *Pisum sativum*, *Vicia Faba* und *Allium Cepa* erhielten, als sie diese der Einwirkung von Chloralhydrat, Kupfersulfat oder Benzoldämpfen aussetzten. Die in Teilung begriffenen Kerne verwandelten sich unter der Einwirkung dieser Agentien unmittelbar in entsprechend vergrößerte Doppelgebilde. Es konnte aber der vergrößerte Kern das Produkt der Verschmelzung von zuvor bereits getrennten Tochterkernen sein, zwischen denen die Scheidewandbildung in der Mutterzelle unterdrückt worden war. Die vergrößerten Kerne zeigten sehr verschiedene Gestalt, normal runde, hantel-, beutel-, sanduhrähnliche oder vielfach eingeschnürte Formen. Auch die von W. v. Wasielewski⁵⁾, W. K. Sabline⁶⁾, F. R. Schrammen⁷⁾ geschilderten ungewöhnlich großen Kerne in den mit Äther, Chininsulfat behandelten, auch niederen und höheren Temperaturen ausgesetzten Wurzelspitzen und Sproßscheiteln mochten eine gleiche Entstehung haben. Eine aktive Verschmelzung von Kernen benachbarter Zellen konnte B. Němec⁸⁾ durch Verwundung und Druck bewirken, wenn diese Eingriffe, ähnlich wie bei den Versuchen H. Miehies⁹⁾, den Übergang von Kernen durch die Zellwände veranlaßt hatten. Die Ausbildung von Chromatinbändern in solchen Verschmelzungsprodukten wies auf ihre Teilungsfähigkeit hin. So auch konnte B. Němec¹⁰⁾ Kernverschmelzung in den älteren Riesenzellen

¹⁾ Zuletzt in „Zur Physiologie der Zelle“. Bull. de la Soc. impér. des Naturalistes de Moscou, 1904, Nr. 1, und Über die Größe des Zellkerns. Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. XVIII, 1905, S. 46.

²⁾ Über abnormale Kernteilung. Bot. Ztg., 1903. I. Abt., S. 239.

³⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. Sitz. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. in Prag, I. 3. Jan. 1903, II. 8. Mai 1903, III. 9. Oktober 1903, IV. 29. April 1904.

⁴⁾ Über den Einfluß der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zellteilung. Abh. d. böhm. Ak., Bd. XI, Kl. II, Nr. 17. Prag 1902.

⁵⁾ Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose I. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903, S. 377. II. Ebenda, Bd. XXXIX, 1904, S. 581.

⁶⁾ L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans les Racines de *Vicia Faba*. Revue gén. de Bot., T. XV, 1903, S. 481.

⁷⁾ Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia Faba*. Verh. d. naturhist. Vereins d. preuß. Rheinl. usw., Jahrg. 59, 1902, S. 49.

⁸⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, I. c. IV. Mitt., 1904.

⁹⁾ Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns. Flora, Bd. 88, 1901, S. 105.

¹⁰⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, I. c. IV. Mitt., 1904, S. 12.

von Heterodera-Gallen bei verschiedenen Pflanzen nachweisen. Erinnert sei hier schließlich an die Kernverschmelzungen, die Br. J. Farmer, J. E. S. Moore und L. Digby¹⁾ in apogamen Farnprothallien nachwiesen und die dort die Bedeutung eines normalen Entwicklungsvorgangs erlangt haben. Denn sie dienen doch dazu, die zur Entwicklung der diploiden Generation nötige Chromosomenzahl herzustellen, die sonst auf geschlechtlichem Wege erreicht wird.²⁾

In den von B. Němec auf experimentellem Wege erzielten Kernverschmelzungsprodukten soll die entsprechend vermehrte Chromosomenzahl allmählich auf die normale zurückgehen.³⁾ Das Wie dieses Vorganges, dem eine theoretische Tragweite zukommt, bleibt noch aufzuklären.

In diese Übersicht gehören endlich noch die Befruchtungsvorgänge, da sie eine besondere Art der Ontogenie der Zelle und zwar die wichtigste, darstellen. Doch wird mein Bericht sich naturgemäß auf eben diesen Vorgang, als Zellbildung, zu beschränken haben, da er sich sonst fast ins Unendliche ausdehnen müßte.

Ich habe bereits in diesem Bericht der ältesten Arbeit von Oscar Hertwig Erwähnung getan, der Ende 1875 zum erstenmal die Vereinigung von zwei Kernen im Ei der Seeigel bei der Befruchtung feststellte. Im Jahre 1884 gelang es mir an den durchscheinenden Samenanlagen einer Orchidee, die sich längere Zeit im lebenden Zustande beobachten lassen, den Spermakern neben dem Eikern im Ei zu sehen und auch die verschiedenen Stadien der Vereinigung dieser beiden Kerne am frischen Objekt wahrzunehmen.⁴⁾ In derselben Arbeit gelangte ich auf Grund meiner Beobachtungen zu dem theoretischen Schlusse, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind.⁵⁾ Zu demselben Ergebnis gelangte im nämlichen Jahre, unabhängig von mir, Oscar Hertwig.⁶⁾

Von besonderer Bedeutung war auch die im gleichen Jahre⁷⁾ von Ed. van Beneden festgestellte Tatsache, daß bei der Befruchtung im Ei von *Ascaris* die beiden Kerne die gleiche Zahl gleichgestalteter Chromosomen führen. Zur selben Zeit führte M. Nuß-

¹⁾ Proceedings of the Roy. Soc., Vol. 71, 1903, S. 453.

²⁾ Ebenda, S. 457, und L. Digby, On the Cytology of Apogamy and Apospory: II. Prelim. Note on Apospory. Ebenda, Vol. 72, 1905, S. 467.

³⁾ B. Němec, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, l. c. 1903, 1904.

⁴⁾ Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, 1884, S. 62.

⁵⁾ l. c. S. 80.

⁶⁾ Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. 1884.

⁷⁾ Recherches sur la maturation de l'œuf etc., S. 403. Das Werk trägt die Jahreszahl 1883, ist aber erst 1884 erschienen.

baum¹⁾ aus, daß „da der Kern des befruchteten Eies aus Ei- und Spermakern, einer mütterlichen und einer väterlichen Hälfte sich zusammensetzt,“ „jeder Kern der beiden ersten Teilungskugeln aus je einer Hälfte mütterlicher und väterlicher Abstammung“ bestehe. Auch spreche „die regelmäßig auftretende Richtung des Kernes im befruchteten Ei vor der ersten Teilung dafür, daß ebenfalls bei den folgenden Teilungen eine gleichmäßige Halbierung väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz vorkommen werde“. — In einer zwei Jahre später veröffentlichten Abhandlung nahm dann M. Nußbaum²⁾ auch Stellung zu der Frage der Vererbungsträger. Er wollte als solche nicht allein die Kerne gelten lassen, ließ vielmehr auch das Cytoplasma sich an dieser Aufgabe in bestimmender Weise beteiligen. Einen ähnlichen Standpunkt vertrat weit später M. Verworn³⁾, mit der Begründung, „daß, wenn Kern und Protoplasma in fortwährender Wechselbeziehung stehen und sich auf die verschiedenste Weise gegenseitig in allen Lebensphasen beeinflussen — die Annahme der Beteiligung, sowohl des Kernes als auch des Protoplasmas an dem Mechanismus der Vererbungserscheinungen, auch mit den Anschauungen der allgemeinen cellulären Biologie im Einklang sich befinde“. Und so auch wird E. Godlewski jun.⁴⁾ durch die Ergebnisse seiner Versuche mit Echiniden-Eiern, die er mit Crinoidensperma befruchtete, und die sich mit rein mütterlichen Merkmalen entwickelten, als auch bei der Einführung von Antedon-Samenfäden in kernlose Eifragmente von Echinus, die ihre Entwicklung nach Echinusart einleiten sollen, zu der Ansicht bestimmt, daß sowohl in der Literatur wie in seinen Experimenten keine einzige Tatsache vorliege, „welche die aktive Rolle beim Vererbungsprozeß ausschließlich für die Kernsubstanz in Anspruch nehmen und dem zweiten Bestandteile jeder Zelle, dem Protoplasma, jeden Anteil an der Übertragung der elterlichen Arteigenschaften absprechen ließe“. — Andererseits verharrete Th. Boveri⁵⁾ in der langen Reihe seiner Untersuchungen auf dem von O. Hertwig und von mir vertretenen Standpunkte, den er durch neue Tatsachen zu stützen und weiter zu entwickeln und zu begründen suchte.

Um Mißverständnissen vorzubeugen sei hier im übrigen erklärt, daß die mir notwendig erscheinende Annahme, daß die Chromosomen,

¹⁾ Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre der Vererbung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884, S. 189, 190.

²⁾ Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie, I. Mitt. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XXVI, 1886, S. 517.

³⁾ Allgemeine Physiologie, 1897, S. 513.

⁴⁾ Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. XX, 1906, S. 639.

⁵⁾ Zuletzt in: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. 1904.

die einzigen Träger der erblichen Eigenschaften sind, durchaus nicht die Beeinflussung der Entwicklungsvorgänge durch das Cytoplasma ausschließt. Das Cytoplasma stellt das Mittel dar, in welchem allein die Kerne ihre morphologische Tätigkeit entfalten können. Daraus, daß diese ohne das Cytoplasma nicht denkbar ist, folgt aber nicht, daß es die Kerne nicht allein seien, denen die Übertragung der spezifischen Eigenschaften von einer Generation auf die andere obliegt. Hätte das Cytoplasma hierbei eine ähnliche Rolle zu spielen, so würde dafür gesorgt sein, daß es in gleicher Menge vom Vater und von der Mutter dem Keime zufiele. Daß andererseits das Milieu, in welchem der Kern seine Tätigkeit auslöst, diese beeinflussen muß, ist selbstverständlich. Übt doch selbst die Beschaffenheit der äußeren Umgebung eine nachweisbare Wirkung auf den Entwicklungsgang aus. Wenn somit in einem hybriden Keim nur die Eigenschaften des einen Elters zur Geltung kommen, so kann das sehr wohl dadurch veranlaßt sein, daß das von der Mutter stammende Cytoplasma die väterlichen Chromosomen an ihrer Äußerung hindert. Auch läßt sich vorstellen, daß bestimmte Sonderungen zu Beginn der Keimentwicklung durch ein dem Kern fremdes Cytoplasma soweit beeinflußt werden, daß sie nach dem Ursprung dieses Cytoplasma erfolgen. Hier können rein physikalische Ursachen mitbedingend sein, wie sie es veranlassen, daß die ersten Teilungen kugeligier Eier bei sehr differenten Organismen sich oft in übereinstimmender Weise vollziehen. So konnte auch in einem kernlosen Eifragment, das unter dem Einfluß eines spezifisch verschiedenen Spermakerns seine Entwicklung anhebt, diese zunächst gewisse durch die Natur des Cytoplasma bedingte Bahnen einschlagen.

Doch in diesem Bericht habe ich mich nur an die auf Befruchtung bezüglichen Arbeiten des pflanzlichen Gebietes zu halten und auch da nur an jene Ergebnisse, die den morphologischen Einblick in die Erscheinung förderten. Für das Gesamtgebiet der Befruchtung, der Vererbung und der an die Beobachtungen dort anknüpfenden Theorien, erscheint mir eine besondere Berichterstattung geboten.

An dieser Stelle wäre somit zunächst meine Aufgabe, hervorzuheben, daß Guignards und meine Untersuchungen im Laufe der achtziger Jahre bei Angiospermen die konstante Zahl der Chromosomen in den Pollen- und Embryosackmutterzellen und die Übereinstimmung dieser Zahl in den Pollen- und Embryosackmutterzellen derselben Spezies sicherstellten. Zugleich konnte von uns erwiesen werden, daß die Chromosomenzahl in solchen Mutterzellen, im allgemeinen nur die Hälfte jener in angrenzenden Gewebezellen beträgt.

Im Jahre 1893 veröffentlichte E. Overton in der Vierteljahrschrift der Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Zürich eine Mitteilung: Über die Reduktion der Chromosomen in den Kernen der

Pflanzen¹⁾, in der er die halbe Chromosomenzahl auch für die Pollenmutterzellen und Embryosäcke der Gymnospermen nachweist. Er gelangt zu dem Schlusse, daß der Wechsel der Generation mit der Reduktion der Chromosomen zusammenfällt und daß eine solche Reduktion geschehen muß, damit sich die Zahl der Chromosomen nicht ins Unendliche vermehre.

Ich selbst behandelte diese Frage eingehend im Jahre 1894 in einem Aufsatz: Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen.²⁾ Die Bedeutung der Erscheinung verlegte ich mit E. Overton darein, daß sie die Verdopplung der Chromosomenzahl in jeder folgenden Generation verhindere. Die einfache Chromosomenzahl erklärte ich für die ursprüngliche, die doppelte für eine Folge der Befruchtung. Durch die Reduktion werde die ursprüngliche Chromosomenzahl somit hergestellt. Nicht eine Vorbereitung zum Geschlechtsakt, wie es bei den Tieren scheinen könnte, wo die Reduktion unmittelbar der Bildung der Geschlechtsprodukte vorausgeht, ist somit der Vorgang, sondern der Beginn der neuen Generation, die mit der ursprünglichen Zahl von Chromosomen wieder einsetzt.

Die zeitweilige Annahme von Centrosomen auch bei höher organisierten Gewächsen, veranlaßte L. Guignard, diesen eine Rolle bei dem Befruchtungsvorgang zuzusprechen.³⁾ Er gab an, der Spermakern trete von zwei Attraktionssphären, „sphères directrices“, begleitet, in das Ei ein, und fände dort am Eikern ebenfalls zwei Attraktionssphären vor. Diese Attraktionssphären sollten nun, so wie es einst H. Fol⁴⁾ als „quadrille des centres“ in den Eiern von *Strongylocentrotus lividus* beschrieben hatte, aufeinander zuwandern und paarweise verschmelzen. Die Befruchtung beruhe demgemäß nicht allein auf einer Vereinigung von Kernen sondern auch von Attraktionssphären.

Mir selbst gelang es nicht, solche Erscheinungen zu sehen, und selbst an Befruchtungsvorgängen der mit Centrosomen, oder Centrosphären, ausgestatteten niederen Gewächse, konnte eine Beteiligung dieser Gebilde nicht nachgewiesen werden. Es lag im besonderen nahe, zu erwarten, daß der Spermakern der mit Centrosomen und schöner Strahlung an ihren Teilungsfiguren ausgestatteten Fucaceen,

¹⁾ Bd. 38, 1893. Die Mitteilung war vom 2. Februar 1893. Eine kurze Veröffentlichung erfolgte auch unter den Notes in den Ann. of Bot., Bd. VII, 1893, S. 139.

²⁾ Zunächst, im Anschluß an einen in der British Association zu Oxford gehaltenen Vortrag, erschienen in den Ann. of Bot., Bd. VIII, 1894, S. 282, hierauf etwas erweitert im Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894, S. 817.

³⁾ Nouvelles études sur la Fécondation. Ann. des Sc. nat. Bot., 7^{me} sér., Bd. XIV, 1891, S. 194 ff., 275.

⁴⁾ La quadrille des centres. Arch. des Sc. phys. et nat. Genève. 1891.

sein Centrosom im Ei deutlich präsentieren würde, allein weder J. Bretland Farmer (vgl. Fig. 36) und J. Ll. Williams¹⁾, noch mir²⁾ gelang es, dasselbe zu unterscheiden. In diesem Falle mag immerhin die Annahme zulässig sein, daß es trotzdem in das Ei eingeführt werde und nur verborgen bleibe.

Im Anschluß an meine Vorstellung von der Rolle des Kinoplasma in der Zelle, meinte ich, daß dessen Einführung mit dem Spermakern in das Ei die Teilungsvorgänge dort auslöse.³⁾ Dieser Gedanke ließe sich noch immer verteidigen, wenn auch gegen ihn spricht, daß in den Eiern derjenigen Gymnospermen, die durch Spermatozoiden befruchtet werden, letztere ihr Cilienband im oberen Eiende abwerfen⁴⁾, während ihr Kern die Wanderung bis zu dem beträchtlich entfernten

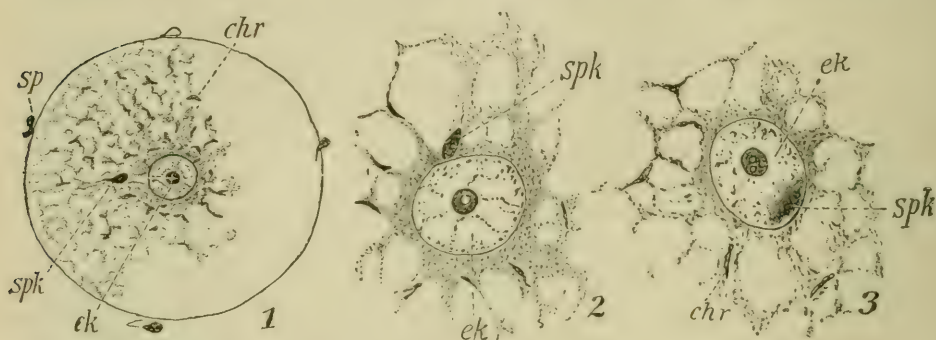


Fig. 36. Drei aufeinanderfolgende Stadien bei der Befruchtung des Eies von *Fucus vesiculosus* nach J. Br. Farmer. *ek* Eikern. *spk* Spermakern. *sp* Spermatozoid. *chr* Chromatophoren.

Eikern fortsetzt. Daß der Cilienansatz und die Cilien selbst an einem Spermatozoiden kinoplasmatischer Natur sind, kann ich nicht bezweifeln.

Während ich⁵⁾ schon im Jahre 1888 für die Gleichwertigkeit der im Befruchtungsakt sich vereinigenden Kerne eintrat und mich dabei auch auf Bilder und Angaben von Ed. van Beneden⁶⁾, J. B.

¹⁾ Contributions to our knowledge of the Fucaceae: Their Life-history and Cytology. Phil. Transact. of the Linn. Soc. Ser. B., Bd. 190, 1898, S. 631; zuvor als: On Fertilisation and the segmentation of the spore in *Fucus* unter den Notes in den Ann. of Bot., Bd. X, 1896, S. 479.

²⁾ Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 363.

³⁾ Schwärmsporen, Gameten usw., 1892, S. 144.

⁴⁾ Vgl. im besonderen Herbert J. Webber, Spermatogenesis and Fecundation of *Zamia*. Bull. Nr. 2, Bureau of Plant Industry, U. S. Dept. of Agr., 1901, S. 65.

⁵⁾ Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche usw., S. 234.

⁶⁾ u. Adolphe Neyt, Nouvelles recherches sur la Fécondation usw., vornehmlich die Figuren 2—5, Taf. I.

Carnoy¹⁾, N. Kultschitzky²⁾ stützen konnte, war E. Zacharias³⁾ 1887 mit einer anderen Auffassung vorgetreten. Für ihn zeichnet sich der Spermakern durch seinen Nukleinreichtum aus, während im Eikern sich Nuklein nicht nachweisen lasse, in ihm vielmehr „ein Netzwerk oder Gerüst“ mit den Reaktionen des „Plastins“ vorliege. Es sei daher die Vermutung nahegelegt, „daß die Eizelle ohne Befruchtung sich deshalb nicht weiter entwickeln kann, weil sie zu nukleinarms ist und daß ferner die tatsächlich beobachtete Vermehrung des Nukleingehaltes durch das eindringende männliche Element, die Eizelle in den Stand setze, sich zum Embryo auszubilden“. — Hierzu kam im Jahre 1891 die Angabe von L. Auerbach⁴⁾, daß die Geschlechtskerne der Tiere sich durch ihre „Chromatophilie“ unterscheiden. Der männliche Kern sollte aus bestimmten Farbgemischen den blauen, der weibliche den roten Farbstoff aufspeichern. Diese Behauptung glaubten P. Schottländer⁵⁾ und F. Rosen⁶⁾ auf Pflanzen ausdehnen zu können. Tatsächlich waren alle diese Angaben über mikrochemisch nachweisbare Ungleichheit der Geschlechtskerne dadurch veranlaßt, daß diese Kerne in verschiedenen Zuständen zur Beobachtung kamen. Heute hat das Studium der Befruchtungsprobleme einen Höhepunkt erreicht, von dem aus Unterschiede wie die genannten, gar nicht mehr in Betracht kommen können.

Im September 1898 legte Sergius Nawaschin⁷⁾ der Petersburger Akademie der Wissenschaften die „Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium Martagon* und *Fritillaria tenella*“ vor. Er hatte festgestellt, daß „beide männlichen Sexualkerne“ des Pollenschlauches in den Embryosack eintreten und daß nicht nur der eine von ihnen zum Eikern vordringt, sondern auch der andere sich dem einen „um diese Zeit noch unverschmolzenen Polkerne, und zwar dem Schwesterkerne des Eikernes dicht anschmiegt“. Die beiden männlichen Kerne zeigen dabei wurmförmige Gestalt. Der mit dem männlichen Kern kopulierte Polkern wandert dem anderen Polkern

¹⁾ La Cytodièrese de l'oëuf, in „La Cellule“, Bd. III, 1885; Figuren Taf. VIII.

²⁾ Ergebnisse einer Untersuchung über die Befruchtungsvorgänge bei *Ascaris megalocephala*. Stzber. der math. phys. Kl. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1888, S. 18.

³⁾ Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen. Bot. Ztg. 1887, S. 354.

⁴⁾ Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen. Stzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1891, Bd. XXXV, S. 713.

⁵⁾ Zur Histologie der Sexualzellen bei Kryptogamen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft. 1892, S. 27.

⁶⁾ Über tinktionelle Unterscheidung verschiedener Kernbestandteile und der Sexualkerne. Ferd. Cohns Beitr. zur Biol. der Pflanzen, Bd. V, 1892, S. 443.

⁷⁾ Bull. de l'Acad. des Sc. de St. Pétersbourg, 1898, Bd. IX, Nr. 4, S. 377. Vorausgegangen war ein Vortrag am 24. August 1898 in einer Sitzung der russ. Naturf.-Vers. in Kiew.

entgegen und trifft mit ihm in der Mitte des Embryosackes zusammen. Nach den Prophasen der Teilung verschmelzen alle drei Kerne, indem sich die zahlreichen Chromosomen in einer gemeinsamen Äquatorialplatte anordnen. Die Vereinigung des männlichen Kerns mit dem Schwesterkerne des Eikerns, sei, meinte Nawaschin, mit demselben Rechte wie die Eibefruchtung, als Sexualakt anzusehen.

Am 4. April 1899 wurden von L. Guignard der Pariser Akademie der Wissenschaften den Nawaschinschen Angaben entsprechende

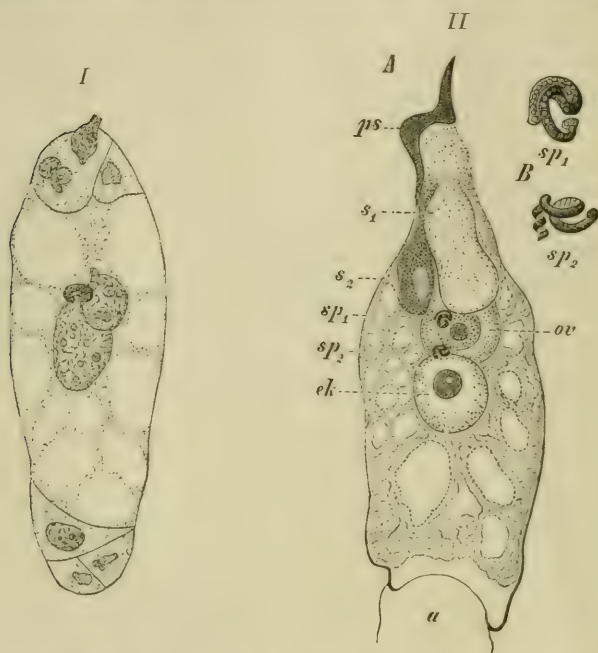


Fig. 37. *I* Befruchtung von *Lilium Martagon*. Einer der männlichen Kerne ist neben dem Eikern, der andere neben den noch freien Polkernen sichtbar. (Nach L. Guignard.) *II* Befruchtung von *Helianthus annuus*. *A* Embryosack mit je einem männlichen Kern neben Ei- und sekundärem Embryosackkern. *B* Die männlichen Kerne daraus stärker vergrößert. *ps* Pollenschlauch. *s₁* *s₂* Synergiden. *sp₁* *sp₂* männliche Kerne. *ov* Eizelle. *ek* Embryosackkern. *a* Antipoden. (Nach S. Nawaschin.)

Beobachtungen überreicht.¹⁾ Es folgte alsbald ein Aufsatz: „Sur les Anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes“ in der Revue générale de Botanique.²⁾ Die Kopulation des zweiten Spermakerns mit dem sekundären Embryosackkern wird dabei konstatiert (vgl. Fig. 37, *I*), doch findet Guignard, daß dieser Vereinigung eine Verschmelzung der beiden Polkerne vorausgehen

¹⁾ Comptes rendus, Bd. 128, S. 869.

²⁾ Bd. XI, 1899, S. 129.

kann und daß der Spermakern sich nicht immer dem oberen Polkern, das heißt Schwesterkern des Eikerns, wenn die Polkerne noch nicht vereint sind, zuwendet, sondern sich dem unteren Polkern anschmiegt, falls dieser sich auf seinem Wege befindet. Die Spermakerne möchte Guignard, ungeachtet sie der Cilien und einer besonderen Plasmahülle entbehren, Antherozoiden nennen. Die doppelte sexuelle Kopulation liefere einerseits den Embryo, andererseits das Endosperm, eine Art transitorischen Organismus, der den Embryo ernähren soll. Die beiden Kopulationen seien nicht völlig vergleichbar, denn im Ei vereinigen sich zwei Kerne mit der gleichen, reduzierten Chromosomenzahl, während das bei der Vereinigung mit dem sekundären Embryosackkern nicht der Fall ist. So könne diese zweite Kopulation nur als eine Art „pseudo-fécondation“ gelten.¹⁾

L. Guignard hat nun seitdem, durch eine große Zahl sorgfältiger Arbeiten, besonders zu dem Nachweis beigetragen, daß diese „double fécondation“ eine bei Angiospermen allgemein gültige Erscheinung ist. Viele andere Forscher haben ebenfalls dies interessante Gebiet betreten, über das zu berichten hier nicht der Ort ist.²⁾ Zu bemerken wäre nur, daß ich mich alsbald³⁾ gegen die Deutung der Vereinigung des zweiten Spermakernes mit dem sekundären Embryosackkern als Befruchtung aussprach. Ich erblickte und erblicke noch in dem Vorgang nur eine spezielle angiosperme Einrichtung zur Regulierung der Endospermbildung. Indem die Anregung zur Teilung des sekundären Embryosackkerns von seiner Kopulation mit dem zweiten Spermakern abhängig wurde, fiel auch die Gefahr einer überflüssigen Endospermbildung in Samenanlagen fort, deren Ei unbefruchtet blieb. Daß der Vereinigung von zwei Kernen mit einfacher Chromosomenzahl, welche die doppelchromosomige Generation einleitet, eine ganz andere Bedeutung zukommt, als jener Verschmelzung eines einfachchromosomigen Kernes mit einem Kern von beliebiger Chromosomenzahl zur Anregung von Nährgewebusbildung, scheint mir sicher. Daß ein solcher zweiter Spermakern bei hybrider Vereinigung die Eigenschaften des Endosperms zu beeinflussen vermag, ist nur selbstverständlich für jeden, dem die Kerne als die Träger der spezifischen Eigenschaften des Organismus gelten. Mit Festhaltung jenes prinzipiellen Unterschiedes zwischen der Vereinigung des einen Spermakernes mit dem Eikern und des anderen mit dem sekundären Em-

¹⁾ l. c. S. 135.

²⁾ Vgl. dazu die Literaturangaben in J. M. Coulter und Ch. J. Chamberlain, *Morphology of Angiosperms*, 1903, S. 161. D. M. Mottier, *Fecundation in Plants*, 1904, S. 176 ff. Guérin, *Les connaissances actuelles sur la Fécondation chez les Phanérogames*, 1904, S. 84 ff.

³⁾ Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. *Bot. Ztg.*, II. Abt., 1900, S. 293.

bryosackkern, verliert auch jede Spekulation den Boden, die das Endosperm der Angiospermen mit einem zweiten Keime homologisieren möchte.¹⁾

Hierher gehört noch die Beobachtung, daß bei apogamen Angiospermen, wo das mit doppelter Chromosomenzahl ausgestattete Ei ohne Befruchtung in Entwicklung tritt, dasselbe auch der sekundäre Embryosack, der über die vierfache Chromosomenzahl alsdann verfügt, zu tun vermag.²⁾ Bei *Antennaria alpina* soll jeder der beiden doppelchromosomigen Kerne, auch ohne vorausgehende Verschmelzung, in Teilung eintreten können.³⁾

Es sind Fälle bekannt geworden, wo die für Anlage der doppelchromosomigen Generation erforderliche Chromosomenzahl in der einfachchromosomigen Generation durch Vereinigung von Kernen benachbarter Zellen zustande kommt. Über Kernwanderung durch die Zellhaut, wie sie von H. Mische bei Wundreizung beobachtet wurde, habe ich bereits berichtet. Solche Erscheinungen können nun, allem Anschein nach, auch von dem Reiz ausgelöst werden, den das Bedürfnis nach Ergänzung der Chromosomenzahl schafft. J. B. Farmer, J. E. S. Moore und L. Digby stellten fest⁴⁾, daß in den meisten Prothallien von *Nephrodium pseudo-mas* var. *polydactyla*, die Kerne einzelner Zellen durch die Zellhaut in ihre Nachbarzellen dringen und mit deren Kernen verschmelzen. So entstehen Zellen und Zellgruppen mit verdoppelter Chromosomenzahl in den Kernen, die den Ausgangspunkt für Bildung von Keimen abgeben, deren Ursprung somit apogam ist. — So wird auch die allem Anschein nach im Laufe der phylogenetischen Entwicklung beseitigte Befruchtung bei Uredineen, nach den Untersuchungen von Vernon H. Blackman⁵⁾ und von A. H. Christman⁶⁾, ersetzt durch das Eindringen von Kernen aus benachbarten Zellen in die zur Bildung der doppelchromosomigen Generation bestimmten Zellen. Wohl die relativ geringe Affinität der so zusammenkommenden Kerne bringt es mit sich, daß sie ohne innigere Vereinigung die doppelchromosomige Generation

¹⁾ Vgl. dazu meinen Aufsatz, die Samenanlage von *Drimys Winteri* und die Endospermibildung bei Angiospermen. *Flora*, Bd. 95, 1905, S. 221.

²⁾ Mein Aufsatz über Apogamie der Eualchimillen, *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLI, 1904, S. 122.

³⁾ O. Juel, Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung usw., l. c. 1900, S. 22, 24.

⁴⁾ On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note of Apogamy. *Proceedings of the Roy. Soc.*, Bd. 71, 1903, S. 453.

⁵⁾ On the Fertilization, Alternation of Generations and general Cytology of the Uredineae. *Ann. of Bot.*, Bd. XVIII, 1904, S. 323.

⁶⁾ Sexual Reproduction in the Rusts. *Bot. Gazette*, Bd. XXXIX, 1905, S. 267.

passieren und sich erst für den Vorgang der Reduktionsteilung vereinigen.¹⁾

Die Gesichtspunkte, welche sich aus der periodischen Reduktion der Chromosomenzahl für mich ergeben hatten, bestimmten mich in einem dieser Reduktion gewidmeten Aufsätze bereits zu der Ansicht ²⁾, daß trotz mancher Erscheinungen, die dagegen zu sprechen scheinen, anzunehmen sei, „daß die Chromosomen ihre physiologische Individualität im ruhenden Kern nicht einbüßen. Denn sonst wäre es unbegreiflich, daß so allgemein sich dieselbe Chromosomenzahl aus dem Kerngerüst in den aufeinanderfolgenden Kernteilungen herausbildet.“ Auch die Betrachtung der protoplasmatischen Wandbelege der Embryosäcke, die oft dicht aneinandergereiht alle Stadien aufeinanderfolgender Kernteilung lückenlos vorführen, drängen den Eindruck auf, daß es immer wieder dieselben Chromosomen sind, die sich in den Prophasen heraussondern und in den Anaphasen, jetzt müßte es Telophasen heißen, in das Gerüstwerk des Kernes wieder Aufnahme finden.³⁾ Auch meine entwicklungsgeschichtlichen Studien über pflanzliche Spermatozoiden führten mich zu der Überzeugung, daß selbst „im Spermatozoiden, der ein fast homogenes Band darstellt“, die Individualität der Chromosomen erhalten bleibt, da es nur so begreiflich sei, daß aus einem solchen Band sich im Ei die Chromosomen in vorbestimmter Zahl heraussondern. Eine willkommene Bestätigung meiner Anschauung erwuchs mir neuerdings aus der Beobachtung von Duncan S. Johnson ⁴⁾, daß bei dem Lebermoos *Monoclea* der bis jetzt einzig dastehende Fall vorliege, daß die Chromosomen im fertiggestellten Spermatozoiden als solche unterscheidbar bleiben.

Im zweiten Heft seiner Zellenstudien aus dem Jahre 1888 hatte bereits Th. Boveri bei Erörterung der Rabl'schen Arbeit „Über Zellteilung“ sich dahin geäußert ⁵⁾, sie eröffne die Wahrscheinlichkeit, „daß die chromatischen Elemente selbständige Individuen sind, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kerne bewahren.“ — Seit jener Zeit war er es besonders, der sich um die Sicherstellung der Individualität der Chromosomen bemühte, zugleich ihre Verschiedenheit durch sinnreiche Versuche zu stützen suchte.⁶⁾ Sonstige zoo-

¹⁾ Vgl. auch die Zusammenstellung in meinem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XLII, 1905, S. 22 ff.

²⁾ *Biol. Centralbl.*, Bd. XIV, 1894, S. 833.

³⁾ I. c. S. 834.

⁴⁾ *The Development and Relationship of Monoclea*. *Bot. Gaz.* Bd. XXXVIII, 1904, S. 192.

⁵⁾ I. c. S. 5.

⁶⁾ Vgl. im besonderen: Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. 1904.

logische Literatur zusammenzustellen, kann ich hier nicht unternehmen und verweise hierfür im besonderen auf Th. Boveris „Ergebnisse“ und Oscar Hertwigs „Allgemeine Biologie“. Nur um das Fortbestehen gegensätzlicher Anschauungen festzustellen, will ich darauf hinweisen, daß aus letzter Zeit sowohl solche Veröffentlichungen vorliegen, die für, als auch solche, die gegen die Individualität der Chromosomen sich erklären. Unter den ersteren seien die Berichte von Heinrich Ernst Ziegler¹⁾ und K. Heider²⁾, unter den letzteren die Aufsätze und Erörterungen von M. Nußbaum³⁾, von R. Fick⁴⁾ und C. Gordon Hewitt⁵⁾ genannt.

Der Entwicklung, welche das Vererbungsproblem in physiologischer Richtung durchmachte, hier zu folgen, ist nicht meine Aufgabe. Es fragt sich an dieser Stelle somit nur, was für morphologisch sichtbare Anzeichen, außer den schon früher erörterten, aus dem Studium der Kernteilung folgenden, die direkte Beobachtung für die Selbständigkeit und Verschiedenheit der Chromosomen ergibt.

Da finden sich in erster Linie die Angaben der Zoologen über verschiedene Größe der Chromosomen und das abweichende Aussehen einzelner unter ihnen in den Gonotokonten der Insekten und die Wahrnehmung, daß sich dort einander entsprechende Chromosomen in den Prophasen der heterotypischen Teilung paaren (vgl. Fig. 21). T. H. Montgomery⁶⁾ und W. S. Sutton⁷⁾ haben sich um diese Feststellungen besondere Verdienste erworben. Dazu kommen nun, auf botanischem Gebiete, die neuerdings im Bonner Institut durchgeführten und als „Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage“ veröffentlichten Untersuchungen.⁸⁾ Es ließ sich feststellen, daß bei Pflanzen, welche ungleich große Chromosomen in den Gonotokonten führen, diese ihrer Größe gemäß sich für die Reduktionsteilung zusammenfügen. Daß kurz vor der Bonner Veröffentlichung eine solche von O. Rosenberg⁹⁾ „zur Kenntnis der Reduktionsteilung in

¹⁾ Die Vererbungslehre in der Biologie. 1905.

²⁾ Vererbung und Chromosomen. Vortrag geh. auf der 77. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte zu Meran, Sep. 1905.

³⁾ Über Kern- und Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59, 1902, S. 670 und Befruchtung und Vererbung. Anat. Anzeiger, Bd. XXVIII, 1906, S. 409 ff.

⁴⁾ Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl., 1905, S. 179.

⁵⁾ The Cytological Aspect of Parthenogenesis in Insects. Mem. and Proceed. Manch. Lit. and Philos. Soc., Bd. 50, Teil III. 1906.

⁶⁾ A Study of the Chromosomes of the Germ Cells of Metazoa. Transact. of the Amer. Philos. Soc., Bd. XX. 1901.

⁷⁾ On the Morphology of the Chromosome Group in *Brachystola magna*. Biological Bulletin, Vol. IV, 1902, S. 24.

⁸⁾ Von mir, Charles E. Allen, Kiichi Miyake and James Bertram Overton. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, I. Heft.

⁹⁾ Botaniska Notiser för år 1905, S. 1.

Pflanzen“ erfolgte, in der auch die Paarung gleich großer Chromosomen in den Gonotokonten geschildert wird, darüber habe ich zuvor schon berichtet. O. Rosenberg bemerkte hierzu¹⁾: „Die konstant verschiedene Größe der Chromosomen in den Gonotokonten der Insekten, nach den Untersuchungen von Montgomery und Sutton, ist als Beweis für die Ungleichwertigkeit der Chromosomen ins Feld geführt worden und wohl mit vollem Rechte. Das Aussehen der Chromosomen in den Gonotokonten von *Listera* spricht auch für die Richtigkeit dieser Annahme.“ — In unserer gemeinschaftlichen Arbeit habe ich den Nachweis führen können²⁾, daß auch in den Gewebezellen von *Galtonia* und *Funkia*, sowie in deren Gonotokonten, die Chromosomen ungleich groß sind, und daß jede Chromosomengröße, so wie es die Theorie verlangt, zweimal vertreten ist.

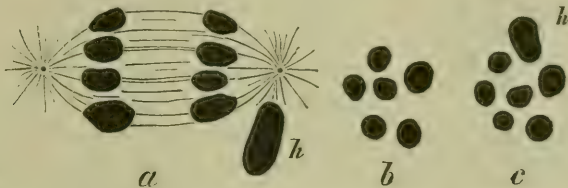


Fig. 38. Anaphase der zweiten Spermatocytenteilung bei *Protenor belfragei*. *a* Profilansicht der Spindel. *b* und *c* Polansichten der beiden Tochterchromosomengruppen. *h* das isoliert gebliebene Chromosom. Nach E. B. Wilson, 1906.

Für die Verschiedenheit und Ungleichwertigkeit der Chromosomen fallen schwer ins Gewicht die neuesten Untersuchungen von Edmund R. Wilson³⁾ über die Gonotokonten der Hemipteren. Während die Eier in allen Fällen die gleiche Zahl von Chromosomen führen, weisen die männlichen Gonotokonten drei Typen auf. Das eine Mal fehlt ihnen im Verhältnis zu den weiblichen Gonotokonten ein Chromosom. Ein Chromosom ist dann bei der Bildung der Paare ohne Gefährten und geht bei der Reduktionsteilung auf einen der beiden Tochterkerne über (Fig. 38). Oder die Zahl der Chromosomen in den männlichen Gonotokonten gleicht der der weiblichen, doch ein Chromosom ist klein und paart sich mit einem größeren. Der eine Tochterkern erhält dann das größere, der andere das kleinere

¹⁾ l. c. S. 22.

²⁾ Typische und allotypische Kernteilung, l. c. S. 19 ff.

³⁾ Studies on Chromosomes. I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera, Journ. of Exper. Zool., Bd. II, 1905, S. 371. II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera. Dasselbst, Bd. II, 1905, S. 507. III. The sexual differences of the Chromosome-Groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Dasselbst, Bd. III, 1906, S. 1.

Chromosom (Fig. 39). Oder endlich, es fehlt ein Unterschied im Verhalten der weiblichen und der männlichen Gonotokonten. Die weiblichen Individuen derjenigen Hemipteren, welche die geschilderten Unterschiede zwischen weiblichen und männlichen Gonotokonten aufweisen, haben in ihren somatischen Kernen die volle Zahl der größeren Chromosomen, während die männlichen Individuen ein kleineres Chromosom aufweisen oder ihnen ein Chromosom fehlt.

Dafür, daß die einzelnen aneinander gereihten Abschnitte eines Chromosoms ungleichwertig sind, spricht in hohem Maße die vor allen



Fig. 39. Spindel und Tochterchromosomgruppen aus der zweiten Spermatocyten-Teilung von *Euschistus variolarius*, in *a* die Paarung, in *b* die Trennung der ungleichgroßen Chromosomen.

Nach E. B. Wilson, 1906.

Dingen morphologisch sichergestellte Tatsache einer Längsspaltung der Chromosomen bei jeder Karyokinese. Man sieht zuvor die Substanz der Chromosomen sich in Scheibchen sondern, durch deren Teilung die Längsspaltung des Chromosoms bestimmt wird. Das drängte schon im Jahre 1883 Wilhelm Roux¹⁾ den Gedanken auf, der in diesem Bericht bereits hervorgehoben wurde, daß die Chromosomen aus aufeinanderfolgenden Elementen verschiedener Qualität bestehen, da ja sonst der so subtile mitotische Kernteilungsvorgang überflüssig wäre.

Daß auch die Spaltung der Merkmale in den Gonotokonten der Hybriden, die Gregor Mendel schon 1865 als durch die Erscheinungen gefordert erkannte, als direkter Beweis für die Verschiedenheit der einzelnen Abschnitte der Chromosomen gelten muß, gehört in eine andere Besprechung.

Mich zum mindesten bestimmen alle diese Tatsachen, deren Zahl sich mehrt, zu der Annahme einer Verschiedenheit der einzelnen Chromosomen und einer Ungleichwertigkeit der einzelnen Abschnitte eines jeden Chromosoms. Der sichtbare Ausdruck einer Gliederung ist in jedem Chromosom auf jenem Zustand gegeben, wo es sich zur Längsspaltung anschickt und in aufeinander folgende Chromatinscheiben sondert. Diese dürften jedenfalls den von A. Weismann²⁾ vorgeschlagenen Namen Id führen. Daß sie die letzten Erbeinheiten sind, läßt sich freilich nicht annehmen, dazu reicht ihre Zahl nicht aus.³⁾ Gewisse Erscheinungen, die in den Prophasen der Reduktions-

¹⁾ Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung.

²⁾ Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, 1892, S. 90.

³⁾ Vgl. im übrigen dazu meinen Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung, in Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII 1905, S. 13, 16, 47, 48.

teilung auf die Synapsis folgen und die ausgesponnenen Doppelfäden zeigen ¹⁾, welche sich zur Kopulation anschicken, sprechen dafür, daß zum mindesten auf diesem Entwicklungsstadium auch die Aufeinanderfolge der Iden in den Chromosomen eine ganz bestimmte ist. Denn man möchte annehmen, daß es die homologen Iden je zweier Chromosomen sind, die einander gegenüberstehen, um sich zu vereinigen ²⁾ (vgl. Fig. 40). In den beiden Chromosomen eines jeden Paares müßte aber ihre Aufeinanderfolge dann die nämliche sein.

Liegt der Schwerpunkt der Individualisierung der Kerneinheiten in den Iden, so wird dadurch die Bedeutung der Individualität der Chromosomen entsprechend verschoben. ³⁾ Dann kann es nicht mehr auffällig erscheinen, daß ihre Zahl in den somatischen Kernen nicht immer eingehalten wird, daß ihre Trennung dort unterbleiben und

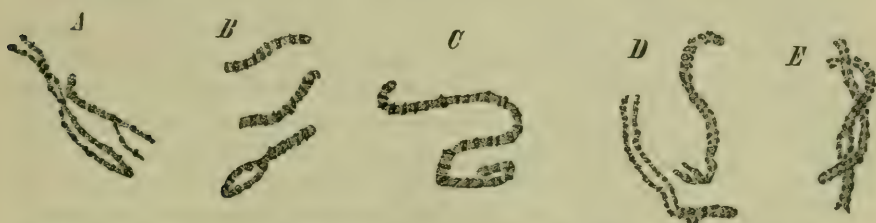


Fig. 40. Die Vorgänge der Chromosomenverschmelzung und Wiedertrennung, sowie die darauffolgende Längsspaltung, aus den Prophasen der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen von *Lilium canadense*. In den Chromosomen die gesonderten Iden erkennbar. Nach Bildern von Ch. E. Allen.

damit die Zahl verringert werden kann, daß sie unter Umständen auch in kleinere Abschnitte zerlegt werden. Auch begreift man es dann leicht, daß selbst nahe verwandte Organismen, womöglich Arten derselben Gattung, oder selbst Rassen derselben Art verschiedene Chromosomenzahlen aufweisen, daß beispielsweise ⁴⁾ *Drosera rotundifolia* 20 und die ihr sehr ähnliche *Drosera longifolia* 40 Chromosomen führt. Zwei Chromosomen der *Drosera longifolia* entsprechen augenscheinlich einem Chromosom der *Drosera rotundifolia*. Nichtsdestoweniger bleibt den Gonotokonten aller Wesen die ererbte Chromosomenzahl so gut wie gesichert und innerhalb solcher Grenzen besteht auch die Berechtigung fort, an der Individualität der Chromosomen festzuhalten.

¹⁾ Besonders bei Charles E. Allen, Das Verhalten der Kernsubstanz usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 80.

²⁾ Mein eben zitierter Aufsatz, S. 40.

³⁾ Daselbst, S. 49.

⁴⁾ Vgl. O. Rosenberg, Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1903, S. 110.

Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse läßt sich behaupten, daß bei allen Organismen, die geschlechtlich differenziert sind, bei welchen somit durch einen Befruchtungsvorgang die Zahl der Chromosomen verdoppelt wird, auf irgend einer Entwicklungsstufe auch ein Teilungszustand sich einstellen muß, der die doppelte Chromosomenzahl wieder auf die einfache herabsetzt.

An den Ausgangspunkten ihrer Ausbildung wird, wie dies Charles E. Allen¹⁾ neuerdings für *Coleochaete* sicher nachgewiesen hat und wie es sich für viele andere ähnliche Fälle schon voraussehen läßt, die Reduktionsteilung dem Befruchtungsvorgang gleich angeschlossen. Die Zygote von *Coleochaete* vollzieht als ersten Teilungsschritt die Reduktion. Da findet noch, trotzdem der Organismus es schon bis zur geschlechtlichen Differenzierung gebracht hat, Entwicklung ohne Generationswechsel statt. In demselben Maße als der doppelchromosomige Zustand an Ausdehnung gewinnt und die Reduktionsteilung von der Befruchtungsteilung entfernt, bildet sich der Generationswechsel aus. Die doppelchromosomige Generation ist dann im allgemeinen diejenige gewesen, welche in dem fortschreitenden Entwicklungsgang der Organismen zur Herrschaft gelangte. So konnte es schließlich auch dazu kommen, daß die ursprüngliche einfachechromosomige Generation allmählich auf die Bildung der Geschlechtsprodukte ganz eingeschränkt wurde und als besondere Generation verschwand.

Nachdem die Notwendigkeit des Reduktionsvorgangs der Chromosomen, bei geschlechtlich differenzierten Organismen, in ihrer grundlegenden Bedeutung erkannt wurde, halte ich es für richtig, nur auf den Wechsel der einfach- und doppelchromosomigen Generationen, die Bezeichnung Generationswechsel anzuwenden. Alle Individuen, welche dieselbe Chromosomenzahl führen, gehören der nämlichen Generation an, so verschieden auch ihre Ausgestaltung sein möge. Wo solche Verschiedenheiten mit gleicher Chromosomenzahl ausgestatteter Individuen vorliegen, bedingen sie nicht einen Generationswechsel, sondern nur Vielgestaltigkeit oder Pleomorphismus.²⁾ Es ändert nichts an der Sache, daß die Vorstellung des Generationswechsels ursprünglich nur auf Grund einer bestimmten Aufeinanderfolge, die in solcher Weise verschiedene Individuen zeigen können, aufkam.

Der durch die Befruchtung eingeleitete Zustand dauert durch das ganze doppelchromosomige Individuum unverändert fort. Seinen Abschluß findet er erst bei der Kopulation der elterlichen Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung. Deshalb den Begriff des

¹⁾ Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1905, S. 285.

²⁾ Vgl. auch meinen Aufsatz: Zur Frage eines Generationswechsels bei *Phaeophyceen*, Bot. Ztg., 1906, II. Abt., S. 1.

Generationswechsels aber ganz aufzugeben und nur eine „Extension of the fertilized egg“ anzunehmen, wie es O. F. Cook und Walter T. Swingle¹⁾ verlangen, dazu kann ich mich nicht verstehen.

In meiner letzten Arbeit über „typische und allotypische Kernteilung“ habe ich vorgeschlagen²⁾, die einfachchromosomige Generation als haploid, die doppelchromosomige als diploid zu bezeichnen, wobei Nachdruck auf das „id“ gelegt wird, mit welchem ich an die Bezeichnung Idioplasma von C. Naegeli, Id und Idant von A. Weismann anknüpfe. Für Chromosom „Idant“ mit Weismann zu gebrauchen, wäre sicher auch zutreffender. Ganz neuerdings schlägt Th. H. Montgomery³⁾ vor, Chromosomen, die innerhalb desselben Kerns sich voneinander unterscheiden lassen, noch mit besonderen Namen zu belegen.

Wie entsprechenden Stellen dieses Berichts bereits zu entnehmen war, kann unter Umständen durch Ausschaltung der Reduktionsteilung, oder durch vegetative Kernverschmelzungen der haploide Zustand und im Anschluß daran auch der Befruchtungsvorgang in dem Entwicklungsgang eines Organismus übersprungen werden. Dabei hat sich bisher bei Pflanzen ergeben, daß wohl die haploide Generation, wenn sie eine doppelte Chromosomenzahl erhält, ihre normale Entwicklung mit dieser vollziehen kann, daß hingegen die diploide Generation mit einfacher Chromosomenzahl dies nicht vermag. Daher eben jene Ausschaltungen der Reduktionsteilung, oder vegetativen Kernverschmelzungen, welche die diploide Chromosomenzahl für diese Generation beschaffen. — In den als Aposporie bekannten Fällen, wo bei Farnen Prothallien direkt den Blättern entsprossen und somit doppelte Chromosomenzahl führen, ist übrigens auch nur die vegetative Ausbildung vorwiegend normal, während die Geschlechtsorgane entweder überhaupt nicht auftreten oder abnorm sind.⁴⁾ Hingegen wird bei den in diesem Bericht früher aufgezählten Angiospermen, welche die Reduktionsteilung unterlassen, ein Embryosack mit Inhalt in normaler Weise ausgestaltet, ungeachtet der ganze Entwicklungsgang sich mit doppelter Chromosomenzahl vollzieht. O. Rosenberg⁵⁾ fand neulich, daß bei *Hieracium flagellare* und

¹⁾ Evolution of cellular Structures. Bull. No. 81, U. S. Departement of Agriculture, Bureau of Plant Industry. 1905.

²⁾ Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 62.

³⁾ The Terminology of aberrant Chromosomes and their Behavior in certain Hemiptera. „Science“, Bd. XXIII, 1906, S. 36.

⁴⁾ L. Digby, On the Cytology of Apogamy and Apospory. II Preliminary Note on Apospory. Proceed. of the Roy. Soc., Bd. 76 B 1905, S. 463; K. Goebel, Aposporie von *Asplenium dimorphum*, Flora, Bd. 95, 1905, S. 239.

⁵⁾ Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1906, S. 157.

H. excellens sogar auch Zellen des Nucellus der Samenanlage in Teilungsvorgänge eintreten können, die völlig solchen in Embryosäcken entsprechen: Also in vollem Sinne Aposporie, die mit einer doppelten Chromosomenzahl die normale Ausbildung der sonst haploiden Generation vollzieht. Von diesem Vorgang ist es eigentlich nur ein letzter Schritt, der zu jener bekannten Bildung von Adventivkeimen aus dem Nucellargewebe führt, die ich ¹⁾ zum erstenmal im Jahre 1878 beobachtet hatte. Statt einen Embryosack selbst zu bilden, benutzen die Nucelluszellen hier den normalen haploiden Embryosack, um in diesen mit diploider Chromosomenzahl hineinzuwachsen und den zur Herstellung dieser Zahl notwendigen Befruchtungsvorgang für die im richtigen Milieu sich ausbildenden Adventivkeime zu umgehen.

¹⁾ Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XII, S. 647.

The Present Position of Palaeozoic Botany.

By

D. H. Scott, F. R. S.,

Lately Honorary Keeper of the Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew.

Introduction.

The object of the present article is to give a sketch of our knowledge of Palaeozoic plants and their affinities, as affected by recent discoveries. There is probably no branch of Botany which has made more rapid advances of late years than the study of fossil plants, and it is especially the investigation of the more ancient floras which is now leading to new results of far-reaching significance. Under these circumstances it may be of service to take a general survey of the position, and I have gladly responded to the request of the Editor that I should contribute an article on this subject.

Since the publication of the "Origin of Species" and the consequent general acceptance of the doctrine of Evolution, the determination of the course of descent has become the ultimate object of the scientific systematist; the problem is an historical one and the most authentic documents available are the remains of the ancient organisms preserved in the rocks. Remote and even unattainable as a full solution of the problem must be, we may confidently hope, in tracing something of the past history of plants, to throw new light on their relationships.

Before proceeding to discuss the results of recent research it will be well to consider shortly the form in which the evidence is presented to us. The various modes of preservation of fossil plant-remains may be grouped under two main heads, which have been distinguished as *Incrustation* and *Petrifaction*. Under the former are included all casts, moulds and impressions which exhibit the *super-*

ficial features of the specimen. In petrification, on the other hand, the tissues of the plant have been permeated by some mineral substance in solution, which, on subsequently setting hard, has fixed and preserved the internal structure, often with astonishing perfection.

The following forms of preservation fall under the head of incrustations. In *Casts*, the whole mass of the specimen may be replaced by mineral matter, or, as is more usually the case, a thin film of carbonaceous substance may remain on the surface, the markings on which are shown in their natural form. The surrounding matrix shows a *mould* of the cast, with the elevations and depressions of its surface reversed. We frequently meet with *internal* casts, where some cavity in the specimen, such as a fistular pith, has become filled with mineral matter, which has taken the impress of the surrounding structures, such as the wood. The medullary casts of Calamitean and Cordaitan stems are familiar examples of this type of fossil, which has often proved misleading owing to confusion between casts of the pith-cavity and those representing the whole stem. In the case of thin, flat organs such as leaves, we commonly speak of *impressions*, the organ having left its impress on the matrix both above and below. The substance of the leaf itself may still be present, in a carbonized condition, so that in addition to external features such as the venation, something of the actual structure may be preserved. The cuticularized epidermis, as well as sporangia and spores, if present, are often perfectly recognizable on microscopic examination. But though some useful indications of minute structure may thus be obtained from carbonaceous impressions, our knowledge of the internal organization of fossil plants depends essentially on the investigation of *petrified* specimens. The chemical bodies which have played the most important part as agents of petrification are Silicic acid and Calcium carbonate, often accompanied by other substances. The well-known Permo-carboniferous petrifications of France and parts of Germany, are silicified, while in the British carboniferous deposits the structural material is usually calcified. On the whole the preservation of the calcareous petrifications is the better, but in favourable cases silicified specimens may show a marvellous perfection of detail.

In the Coal-Measures of England and certain parts of Germany (e. g. Langendreer in Westphalia) calcareous nodules, crowded with vegetable fragments, occur, either in the Coal-seam itself, or in the roof-bed above it. Both in calcified and silicified material the most delicate tissues, such as cambium and phloem, the endosperm of seeds, and apical meristems are frequently preserved cell for cell; occasionally even the nuclei of the cells have been clearly recognized.

The petrified remains, while they leave nothing to be desired as regards preservation of structure, are almost always fragmentary, and give comparatively little information as to the habit and external characters of the plants from which they were derived. Hence it is necessary, as far as possible, to correlate them with the remains preserved as casts or impressions, a task which presents great difficulties, for it seldom happens that both classes of specimens are well represented at the same horizon.

Owing to the fragmentary nature of most vegetable fossils it has been the practice of palaeobotanists to give distinct generic and specific names to detached parts of plants, though they may ultimately prove to have belonged to one and the same species. Thus, to take what is now perhaps the best known of all fossil plants, *Lygiodendron oldhamium*, we find that this name was originally conferred on the stem; the petioles have been called *Rachiopteris aspera*, the foliage (in the form of impressions) *Sphenopteris Höninghausi*; the roots *Kaloxylon Hookeri*; the seeds *Lagenostoma Lomaxi* and the male organs *Crossotheca Höninghausi*. This custom of giving names to detached parts of plants, though it adds seriously to the complications of synonymy, is unfortunately not to be avoided; for the separate organs constantly have to be described before their connection is known. For example, *Calamostochys Binneyana* has long been one of the best known of Carboniferous fructifications, but it is still impossible to refer it to the particular species of Calamite to which it belonged. The correct piecing together of fragmentary remains is one of the first objects of the palaeobotanist, and the gradual disappearance of superfluous names affords a measure of his success.

The recent progress of Palaeozoic Botany has depended in a very great degree on the study of petrified remains, admitting of anatomical investigation, and it is only with the help of specimens of this kind that the nature of the fossils preserved as casts or impressions can be interpreted, and safe conclusions as to affinities arrived at.

Palaeozoic Vegetation.

Our subject covers the Botany of the whole Palaeozoic Epoch from the oldest rocks in which plant-remains have been found, up to the close of the Permian formation. Our knowledge, however, of the different periods embraced within this immense range of time, is so unequal that no general sketch of Palaeozoic vegetation can be attempted. In the Silurian, for example, vegetable fossils are so scanty that the data are altogether inadequate to give any idea of the flora of that formation. The Devonian is far richer and of great botanical interest, but its flora urgently needs a critical revision

in the light of modern knowledge. It is only when we come to the Carboniferous that the evidence becomes abundant and satisfactory, and it is from this formation that our conception of Palaeozoic floras has been essentially derived. In the present article a systematic order will be followed, as most convenient for our purpose, while the geological range of the plants discussed will be indicated under each group.

In considering the Plant-world at such a remote epoch we are prepared to find that the limits and relative development of the various classes were very different from those to which we are accustomed in the recent flora. There is no evidence that the Angiosperms, now the dominant class in the Vegetable Kingdom, existed in Paleozoic times; on the contrary their first traces only appear far on in the Mesozoic epoch. Palaeontological research has as yet thrown little or no light on the question of the derivation of the Angiosperms. Although their history may probably extend much further back than is shown by our present records, there is no reason to suppose that their evolution, as a distinct phylum, had begun in Palaeozoic times. On the other hand Gymnosperms, and more primitive seed-plants allied to Gymnosperms, were immensely abundant, though belonging, with few exceptions, to families now extinct. The Pteridophyta, while not so predominant as has commonly been supposed, played an important part, and some of their families attained a development far exceeding anything that their recent allies can show. As regards the lower classes of plants, while we have scarcely any knowledge of Palaeozoic Bryophyta, there is evidence that Fungi were abundant, though their remains have not as yet proved of any great botanical interest. The Algae are somewhat better known, but here also well-characterized specimens are few. Though the Palaeozoic Thallophyta are thus of subordinate interest, in the present state of our knowledge, a few of the chief points relating to them may be mentioned before going on to the more important parts of our subject.

As regards the *Algae*, the great majority of the published records are worthless. The investigations of Nathorst, Williamson and others have shown that a large proportion of the casts and impressions formerly attributed to Algae were in reality of a totally different nature, often representing the tracks or burrows of marine animals or even mere markings on sand or mud, due to rills of water or other purely mechanical agencies.

It is only where there is evidence of structure that remains of supposed fossil Algae are worth consideration. A few cases of this kind are of interest from the great antiquity of the organisms in

question. The fossil known as *Girvanella*, consisting of minute interwoven tubular filaments, has been identified in Silurian, Ordovician, and even Cambrian rocks; its systematic position, however, is undetermined and it has been referred to families as remote from each other as the Cyanophyceae and the Siphoneae. It is of interest to find that there is good evidence for the existence of the non-cellular group Siphoneae in early Palaeozoic times. The calcified verticillate forms are favourable for preservation and specimens referable to this type have been found in rocks as old as the Silurian and Ordovician (*Arthroporella*, *Sycidium*, *Cyclocrinus*, etc.).

The most remarkable of all fossil Algae, *Nematophycus*, has been variously referred to the Siphoneae and the Phaeophyceae. A species of this genus, the gigantic *N. Logani*, was first discovered by Dawson in 1856, in the Lower and Middle Devonian of Canada. It was originally described as a Conifer and named *Prototaxites*, but Carruthers in 1872 proved it to be an Alga, and gave it its present generic name. In *Nematophycus Logani* the stem, which is silicified, may be almost a metre in diameter. The tissue consists of large, non-septate hyphae, among which smaller, occasionally septate tubes are interwoven. Concentric rings of growth are present, as in recent Laminariae, and radiating gaps in the tissues have been compared to the air-spaces of the larger Algae. In other species, such as *N. Storriei*, Barber, from the Silurian of South Wales, and *N. Ortoni*, Penhallow, from the Devonian of Canada, there is somewhat less differentiation of the tissues. In the latter, however, the tubes, dilated at intervals, have been compared with the trumpet-hyphae of *Laminaria*. On the whole the evidence cannot be regarded as decisive either for Siphoneous or Phaeophycean affinities. *Pachytheca*, a small spherical organism somewhat resembling *Nematophycus* in histological structure, has been found at similar horizons, but there are no good grounds for assuming a connection between the two.

A carbonaceous material, known as boghead coal or torbanite, occurring in Carboniferous rocks in Scotland, France and New South Wales, has been found by Renault and Bertrand to consist mainly of countless multitudes of organisms, interpreted as gelatinous Algae. The thallus is a minute, spherical (*Pila*) or lobed (*Reinschia*) body, consisting of a single layer of cells enclosing a central cavity. The specimens are well preserved, and there seem to be good grounds for the authors' interpretation. The material is rich in bitumen, which appears to have replaced the water which presumably must once have formed a large constituent of such gelatinous organisms.

There is no conclusive evidence for the existence of Palaeozoic Florideae, but *Solenopora*, which goes back to the Ordovician, has

a structure comparable to that of the Corallinaceous genus *Lithothamnion*.

M. Zeiller says of the fossil Algae generally that they are not separated by any prominent feature from the forms which we know in the living state, and that it does not appear that plants of this class have ever assumed characters very different from those met with at the present day.¹⁾ However this may be, it must be admitted that existing palaeontological data do not materially add to our systematic knowledge of the Algae.

BACTERIA. The first evidence obtained for the existence of Palaeozoic Bacteria was of an indirect nature. Van Tieghem in 1879 made the interesting observation that the cell-walls of silicified vegetable tissues from the Coal-Measures of St. Étienne appeared to show the effects of butyric fermentation, which is known to be due to the action of *Bacillus Amylobacter*; he further detected, as he believed, the actual organism. Since that time much attention has been directed to the subject of fossil Bacteria, especially by the late M. Renault, and a number of supposed species have been described, chiefly of Palaeozoic age. Although the value of such determinations, except perhaps in the rare cases where the endospores have been observed, is open to doubt, the existence of Bacteria in Palaeozoic times may be taken as established.

FUNGI. There can be no doubt that Fungi were abundant in the Palaeozoic floras, although the evidence relates almost wholly to microscopic members of the class. In examining the tissues of petrified plants, mycelial hyphae are constantly met with, exactly as would be the case with similar vegetable débris at the present day. Both non-septate and septate hyphae occur, indicating that not only Phycomycetes but also the higher Fungi were represented. A characteristic endophytic Fungus, probably referable to the Phycomycetes, has been named *Peronosporites antiquarius*, W. Smith. Its hyphae bear definite, terminal or intercalary spherical vesicles, which may have been of a reproductive nature. The common spinose bodies known as *Zygosporites* have been compared with the sporangia of *Mucor*. Bodies resembling the perithecia of *Sphaeriaceans* Fungi have often been observed on impressions of fossil plants. Recently Prof. F. W. Oliver has described conceptacles containing spores, occurring in the tissues of a silicified leaf of *Alethopteris*. Prof. Magnus, the distinguished mycologist, has pointed out the close agreement between this organism and the Chytridineous Fungus *Urophlyctis Kriegeriana*,

¹⁾ *Éléments de Paléobotanique*, p. 36.

and has proposed the name *Urophlyctites Oliverianus* for the fossil specimen.

It is probable, as Prof. Oliver has suggested, that a careful examination of petrified material by a qualified mycologist would result in a very considerable increase of our knowledge of Palaeozoic Fungi. At present there are no more than isolated observations to record.

BRYOPHYTA. The Palaeozoic records of this class of plants, to which some botanists have assigned so important a place in the evolution of the Vegetable Kingdom, are both scanty and doubtful. In the Lower Carboniferous of Scotland Mr. Kidston has found several specimens of a large dichotomous thallus, with a distinct midrib; the fossil, which is referred to the provisional genus *Marchantites*, certainly much resembles the larger thalloid Liverworts; similar specimens have been described from still older rocks.

As regards the Musci the evidence is equally meagre, and also dependent on resemblance in habit. The best example is a fossil named *Muscites polytrichaceus* by Renault and Zeiller, discovered by them in the Upper Coal-Measures of Commeny. The plant recalls the Polytrichaceae in its habit, and in the presence of fine longitudinal furrows on the stem.

In the absence of any evidence as to reproductive organs or anatomical structure, it cannot be said that the presence either of Hepaticae or of true Mosses in the Palaeozoic rocks has yet been demonstrated. It is remarkable that no traces of either group have yet been found in the petrified Carboniferous material, crowded as it is with all kinds of vegetable remains, in which the most delicate tissues are often preserved. Minute leaves and twigs, which at first sight might suggest the presence of Mosses, are common enough, but have always proved, on closer examination, to belong to vascular plants, usually Lycopodiaceous. In the floras represented by the petrified material, it appears certain that Bryophyta, even if they existed, played no important part. In fact the fossil records, as a whole, lend no support to the view, so often maintained on purely theoretical grounds, that the vascular plants owed their origin to a Bryophytic ancestry. It would be rash to lay too much stress on negative evidence, but in the present state of our knowledge the question whether the Bryophyta are a primitive class of plants or of relatively late origin, must be regarded as an open one.

We now pass on to our principal subject, the Vascular plants of the Palaeozoic period.

VASCULARES.

The land vegetation of the Palaeozoic period, from the Devonian onwards, was in part Pteridophytic and in part Spermatophytic. In the light of our present knowledge it appears probable that in the Carboniferous, at all events, the latter element was predominant, and possibly this may already have been the case even in Devonian times. The conception of the Palaeozoic age as the Reign of the Cryptogams, current from the time of its author Brongniart down to our own day, has lost its validity, owing to the increasing evidence for the seed-bearing character of a large proportion of the forms hitherto classed as Cryptogamic. The Spermatophyta of the Palaeozoic period consisted on the one hand of well-characterized Gymnosperms, and on the other of a great assemblage of Fern-like forms, resembling the contemporary Gymnosperms as regards their seeds, but separated from them by the primitive character of their general organization; they may be treated as a distinct class — the Pteridospermeae. In addition to Gymnosperms and Pteridosperms, the ranks of Palaeozoic “seed-bearing plants” were further recruited from a different source, the Lycopodiales, some members of which, as recent investigation has shown, had made a great advance in the Spermatophytic direction, producing organs closely analogous with true seeds.

The division of vascular plants into Spermatophyta and Pteridophyta, though sanctioned by botanical usage, ceases to afford a natural line of cleavage when we are concerned with Palaeozoic vegetation. A large proportion of the seed-plants of that period, were, until recently, classed as Ferns, and though their position has changed there is no doubt that the affinity between the Pteridosperms, as we now call them, and the Ferns, was far closer than that between the Ferns and any other known group of Pteridophyta. Further, the Lycopods above referred to, which were reproduced by means of seed-like organs, were in all other respects as true Lycopods as any of their purely Cryptogamic allies.

Hence we have to seek some other line of separation, if we wish, on grounds of convenience, to group the Palaeozoic Vasculares under two main divisions.

As a provisional scheme, we may adopt Prof. Jeffrey's proposed division of the Vascular Plants into Lycopsida and Pteropsida¹⁾, the former including Sphenophyllales (as here limited, a wholly Palaeozoic class) Equisetales and Lycopodiales, while the latter embrace the Filicales and the whole of the Flowering Plants.

¹⁾ E. C. Jeffrey, *Morphology of Central Cylinder in Angiosperms*. Trans. Canadian Institute, p. 36, 1900; *Structure and Development of Stem in Pteridophyta and Gymnosperms*. Phil. Trans. Royal Soc. B., Vol. 195 p. 144. 1902.

The characters on which Prof. Jeffrey mainly relied as distinguishing his two main groups are three: the Lycopsidea are typically microphyllous, the Pteropsida megaphyllous; the Lycopsidea are "cladosiphonic", the Pteropsida "phyllosiphonic", i. e. the hollow vascular cylinder (when present) is interrupted in the former only by the exit of branches, forming *ramular* gaps, in the latter by the exit of leaf-traces, forming *foliar* gaps; lastly, the Lycopsidea are characteristically strobiloid as regards their fructification, while in the Pteropsida strobili only appear in the higher members of the division (Phanerogamia). These characters are by no means constant, and are open to much criticism; the general grouping has, however, sufficient claims to be a natural one, to afford at any rate a basis for the discussion of affinities.

We may graft on Prof. Jeffrey's arrangement a proposal of Prof. Lignier's to associate the Sphenophyllales and Equisetales in the sub-division Articulatae. So far then as concerns the groups which we have to consider in this article, our provisional classification may take the following form: —

Lycopsidea	{	Sphenophyllales	}	Articulatae.
		Equisetales		
		Psilotales		
		Lycopodiales		
Pteropsida	{	Filicales	}	Spermophyta.
		Pteridospermeae		
		Gymnospermeae		

The Psilotales, though without authentic Palaeozoic representatives, are included in the list because it is necessary to discuss their affinities in the light of palaeontological data.

The composition of the Vasculares in Palaeozoic times was thus widely different from what we find in the recent Flora, not only as to the groups represented but also as to their relative importance. The Pteridophytes and the lower Seed-plants then had the field to themselves, and shared among them all the leading rôles in the vegetable world, filling a place which has since, for the most part, been taken over by families of more modern origin. Groups of plants which now play an altogether subordinate part, or have disappeared altogether, were then richly represented, and in many cases showed a far higher and more varied organization than is found among their nearest allies in later times.

In considering the evidence we possess as to the vegetation of Palaeozoic ages it is necessary to bear in mind that our knowledge is to a great extent limited to floras of a very special kind. The Palaeozoic plants known to us are for the most part, though not of

course exclusively, coal-plants. Though the conditions favourable to the formation of coal-fields must have been extraordinarily widespread during the later Palaeozoic times, yet these conditions, involving the presence of a luxuriant swamp-vegetation, must after all have been local. As has often been said, we probably know next to nothing of the flora of the Palaeozoic uplands. As an illustration of the special nature of the particular floras with which we are concerned, it may be mentioned that the petrified plants of the roof-nodes in certain Lancashire collieries, are usually of a different type from those of the nodes in the seam immediately below them. The difference in age must be unimportant, but the roof-nodes probably represent remains drifted from a distance, after the coal-bed was sunk below the water-level, while those of the seam itself contain the plants which grew more or less *in situ*. If a trifling difference such as this perceptibly changes the character of the flora, we may conjecture what much greater contrasts would reveal themselves if the plants of localities remote from the coal-area were open to investigation.

The petrified remains, which are so essential to the right interpretation of the fossil evidence, are especially limited in their distribution, compared with the more common form of preservation as casts and impressions. For example, scarcely anything is known as to the structure of the plants composing the "*Glossopteris* Flora" of India and the Southern Hemisphere, and hence we are left much in the dark as to their affinities. These limitations to our knowledge, while they need not discourage us from making the fullest use of the available data, may warn us of the danger of framing too narrow a conception of the vegetation of the ages we are considering.

In discussing the affinities of Palaeozoic Vascular Plants there are certain advantages in beginning with the Sphenophyllales, a class, which, though not extensive, is important from its synthetic character, and probably represents an extremely ancient stock.

A. LYCOPSIDA.

I. Sphenophyllales.

The plants definitely referable to this class are at present placed in two genera, *Sphenophyllum* and *Cheirostrobus*, each of which must be taken as representing a distinct family.

Sphenophyllum, which embraces a number of species, ranging from the Middle Devonian to the Permian, or perhaps the base of the

Triassic, while fairly uniform in its vegetative characters, presents several different types of fructification, on which distinct genera will no doubt eventually be founded.

The habit of the plants is well known and characteristic. The comparatively slender ribbed stem, not exceeding about a centimetre in diameter, is articulated, and bears whorled leaves, the typical number in each verticil being six. The leaves of successive whorls are always superposed — an important character of the family, whereas in the Equisetales alternating verticils are the rule. In the forms originally described, on which the generic name was based, the leaves are wedge-shaped, either entire, or slightly cut at the anterior edge. In other forms of foliage, however, the leaves are deeply divided, so much so that it becomes impossible to distinguish between the segments and entire leaves. M. Zeiller has figured specimens of *Sphenophyllum myriophyllum* with about 30 apparent leaves in a whorl, no doubt due to the deep division of a smaller number. It frequently happens, as in the well-known species *S. cuneifolium*, that both forms of foliage occur on the same plant, a character which suggested a comparison with the Batrachian *Ranunculi* and the inference that *Sphenophyllum* may itself have been an aquatic genus. The comparison, however, does not hold good, for, as M. Zeiller has shown, the deeply-divided foliage characterises the main stem, and the wedge-shaped foliage the lateral vegetative branches, whatever their level, while on the fruiting branches, which can scarcely have been submerged, the narrow or deeply-cut leaves may occur. On anatomical grounds, as we shall see below, it is highly improbable that *Sphenophyllum* was an aquatic. In certain forms, e. g., *S. speciosum* (once separated under the generic name *Trizygia*), the leaves in the six-leaved verticil are of unequal size, four being usually large and two small; the small leaves are directed towards the same side throughout the stem. The peculiarity is not constant, even in the same species, but may be worth referring to, as it has been compared with the heterophylly of the Filicinean genus *Salvinia*.

The branching of *Sphenophyllum* has not yet been at all exhaustively studied; the branches were lateral, and solitary, springing from the nodes, and probably placed between two leaves as in the Equisetales.

The anatomical structure of *Sphenophyllum*, our knowledge of which was first due to the researches of Renault in 1870, extended, and in some respects corrected by those of Williamson (1874—1895), is unlike that of any recent group of plants, though finding its nearest parallel in the genus *Psilotum*. The organization of the stem is always of the type termed by Jeffrey *protostelic*, i. e. there is a single,

solid vascular cylinder, without pith, and in no way broken up into bundles. The form of the stele is triquetrous, the initial groups of spiral tracheides lying at the prominent angles, so that the development of the primary wood was centripetal. In some forms there is a pair of protoxylem-groups at each angle, and in certain cases, especially in the axis of the cone, in *S. cuneifolium*, the groups of each pair may be so widely separated that the triquetrous form of the stele is lost. The phloem appears to have occupied the bays between the angles of the wood. It is only in quite young specimens that this primary structure is found unaltered: secondary growth soon began, and the great majority of the stems show a more or less extensive zone of secondary wood and bast, produced by the agency of a normal cambium, the cells of which are sometimes preserved. The tracheides, apart from those of the protoxylem, bear multiseriate pits in most species, but in the Lower Carboniferous *S. insigne* they are scalariform. The same species — the oldest known with structure preserved — is further peculiar in possessing true medullary rays, while in other forms they are for the most part replaced by a reticulum of radial and vertical strands of xylem-parenchyma. The cortex was thrown off in the older stems by the formation of an internal periderm.

At least two leaf-trace bundles started from each angle of the stele, and, forking within the cortex, supplied the dichotomously-veined leaves or their separate segments. The roots were in some cases at least diarch, and like the stem, formed secondary vascular tissues.

The recent discovery of secondary wood in the base of the stem of *Psilotum*¹⁾ emphasizes the anatomical comparison between that genus and *Sphenophyllum*; otherwise the latter is of a very isolated type.

As regards the *fructification* the most characteristic feature is the fact that the sporophylls possessed ventral and dorsal lobes. Usually the former alone were fertile, constituting the sporangiophores, while the dorsal lobes were developed as sterile bracts; in one species, however, both dorsal and ventral lobes were fertile.

Four types may be distinguished, represented by *Sphenophyllum Dawsoni*, *Bourmanites*²⁾ *Römeri*, *Sphenophyllum fertile*, and *S. majus*, which will be briefly described in order.

The cone described by Williamson (1871, 1874, 1891) as *Bourmanites Dawsoni* was subsequently shown by Zeiller (1893) to belong to a *Sphenophyllum* of the type of *S. cuneifolium*. The petrified spe-

¹⁾ Boodle. On the Occurrence of Secondary Xylem in *Psilotum*. *Annals of Botany*, Vol. XVIII p. 505. 1904.

²⁾ In this case the reference to the genus *Sphenophyllum* is not absolutely certain, though a close affinity is established.

cimens now included under the name *Sphenophyllum Dawsoni*, appear to belong to two distinct species, one of which is in all probability identical, as Zeiller believed, with the well known *S. cuneifolium*. The fructifications are long, cylindrical cones (Fig. 1), consisting of an axis bearing numerous verticils of bracts, which are connate in their lower part, forming a cup or disc. The sporangiophores spring from the upper surface of the bract-whorl, near its insertion on the axis; as a rule two of them correspond to each bract. On each sporangiophore, which is traversed by a vascular bundle connected with that of the subtending bract, a single pendulous sporangium is borne. This type of cone, with some variations in detail, appears to have been common to a considerable number of species.

In *Bowmanites Römeri*¹), from the Coal-Measures of Poland, described by Solms-Laubach (1895), the general relation between the sterile and fertile appendages is similar to that in *Sphenophyllum Dawsoni*, but here the sporangiophore is expanded at the top into a peltate lamina on which two sporangia are borne. In detail there are many points of agreement with the *S. Dawsoni* type, but in *Bowmanites Römeri* the high development of the sporangiophores and their bisporangiate character show that these organs are definite fertile lobes of the sporophyll, a conclusion which is less evident in the case of the monosporangiate forms.

The newly discovered *Sphenophyllum fertile* (Scott 1905) from the Lower Coal-Measures of Lancashire, resembles *Bowmanites Römeri* in having peltate, bisporangiate sporangiophores, but is peculiar in the fact that both the dorsal and ventral lobes of the sporophylls are fertile, the sterile bracts of the other species being here represented by additional sporangiophores. The lobes of the sporophyll, whether dorsal or ventral, divide in a palmate manner into several branches, each of which constitutes a sporangiophore (Fig. 2). The anatomy of the axis is well known in this case, and leaves no doubt that this curious fructification belonged to a true *Sphenophyllum*.

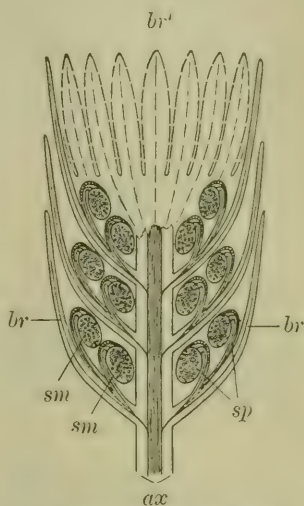


Fig. 1. *Sphenophyllum Dawsoni*. Diagram of cone in longitudinal section. *ax*, axis; *br*, bracts; *sp*, sporangiophores; *sm*, sporangia; *br'*, whorl of bracts in surface view.

¹ The generic name *Bowmanites* was given by Binney to fructifications which have proved to be Sphenophyllaceous. It may still be retained in cases where the lack of vegetative characters forbids a definite reference to the genus *Sphenophyllum*.

Lastly we have in *Sphenophyllum majus* another quite distinct type of fructification, which is unfortunately only known in the form

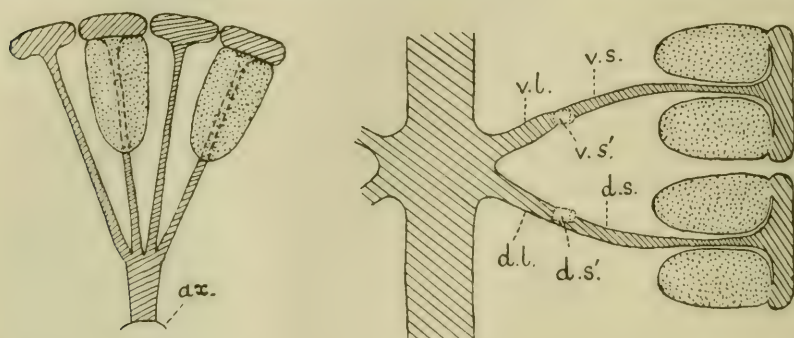


Fig. 2. *Sphenophyllum fertile*. A. Diagram of node in radial section showing one sporophyll. v. l., ventral lobe; v. s., a ventral sporangiophore, bearing 2 sporangia; v. s', stump of another sporangiophore; d. l., dorsal lobe; d. s., a dorsal sporangiophore; d. s', stump of another. B. One lobe of sporophyll, seen from above, dividing into 4 sporangiophores; in two cases one of the sporangia on each sporangiophore is shown.

of impressions and not in the petrified condition. In this species, as observed by Mr. Kidston (1902), the bracts of the lax fructifications are repeatedly forked, and bear groups of four sporangia, seated near the points of bifurcation (Fig. 3). In the absence of structural specimens the exact mode of attachment of the sporangia could not be determined, but the species is interesting from the close analogies which it appears to present with the fructification of *Tmesipteris*, as will be further shown below.



Fig. 3. *Sphenophyllum majus*. Part of forked sporophyll in surface view, showing a group of 4 sporangia inserted below a bifurcation.
After Kidston.

The four types of which the main features have just been sketched are so distinct that an ultimate subdivision of the genus, based on reproductive characters, appears inevitable.

Though further investigations on Sphenophyllaceous fructifications are much to be desired, it seems evident from our present knowledge that the presence of a dorsiventral lobing of the sporophylls, the ventral lobes constituting the sporangiophores, was characteristic of the group; *Sphenophyllum fertile*, with both lobes fertile, is probably to be regarded as a special modification rather than as a primitive form.

In one case (*S. emarginatum*) there is some evidence, from Mr. Hemingway's observations, that the dorsal and ventral lobes were independent of one another, for the sporangiophores have left their own distinct scars on the axis, above the bracteal node.

Throughout the genus *Sphenophyllum*, so far as we know, the spores were numerous in the sporangium, and were all of one kind. The statements as to the heterospory of *Sphenophyllum*, long current in botanical textbooks, rested on a mistake of observation. In *S. Dawsoni* an appreciable difference of size in the spores has sometimes been noted, but it is not likely that this had any functional significance.

Our knowledge of the genus *Cheirostrobos* (Scott, 1897), from the Lower Carboniferous of Scotland, is at present limited to the fructification, of which three specimens have been discovered. The admirable preservation of the calcified material has allowed of a minute investigation of the structure.

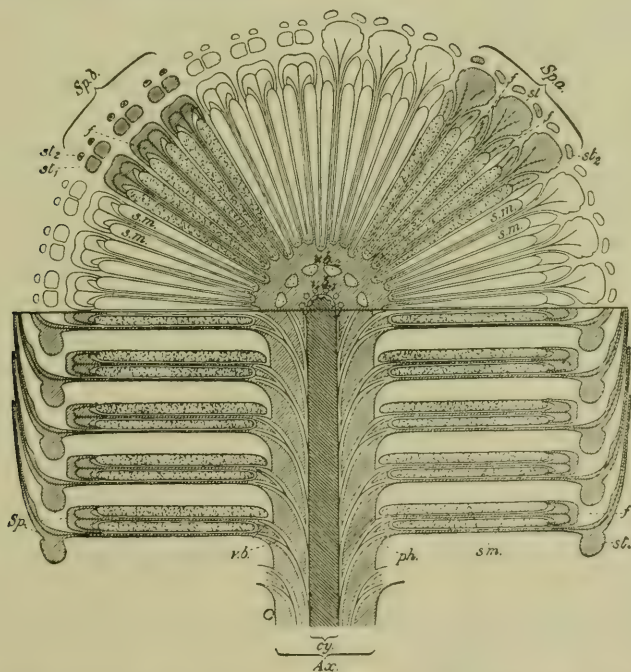


Fig. 4. *Cheirostrobos Pettycurensis*. Diagram of cone, the upper part in transverse, the lower in radial section. In the transverse section, 6 sporophylls, each showing 3 segments, are represented. *Sp. a.*, section in plane of sterile segments; *Sp. b.*, section in plane of sporangiophores; *st.*, laminae of sterile segments; *f.*, laminae of sporangiophores; *sm.* sporangia; *v. b.*, vascular bundles supplying sporophylls; *Ax.*, axis; *cy*, stele. The longitudinal section shows the sporangiophores and sterile segments in their relation as ventral and dorsal lobes of the sporophylls; lettering as before.

The cones were of large size, attaining a diameter of about 4 cm and a considerable length. The stout axis bears numerous superposed verticils of highly compound sporophylls, the number in each verticil reaching 11 or 12 (Fig. 4). Each sporophyll consists of 6 segments, of which three are dorsal and three ventral: the former are sterile, bract-like organs, while the latter are the peltate sporangiophores, each of which bears 4 sporangia. The great length of the segments, with their slender stalks, and the corresponding elongation of the sporangia, give the cone a peculiar character, but the homology of the parts of the sporophyll with the dorsal and ventral appendages of the *Sphenophyllum* type of cone is manifest.

In the sporangia very numerous spores are contained, which, so far as the available specimens show, were all of one kind.

The axis of the cone is traversed by a polyarch stele, without a pith, but containing scattered xylem-parenchyma among the tracheides. Secondary vascular tissue was formed in the peduncle, and occasionally in the axis of the cone. The prominent angles of the primary wood are equal in number to the sporophylls in a verticil; at the node a single bundle passes out from each angle, and divides in the cortex into 6 branches, 3 dorsal and 3 ventral, supplying respectively the sterile segments and the sporangiophores. The bundle of the sterile segment bifurcates on entering the bifid lamina, while that of the sporangiophore divides into 4 branches, corresponding to the 4 sporangia which are seated on the thick, peltate head.

The cone of *Cheirostrobos* is thus of great complexity, and is in fact the most elaborate Pteridophytic fructification known to us. The characters indicating affinity with *Sphenophyllum* are the following:—the superposed verticils; the dorsiventral lobing and palmatifid subdivision of the sporophylls; the stelar structure (which may be described as that of a polyarch *Sphenophyllum*) and the course of the vascular bundles, and lastly the structure of the sporangiophores and sporangia; as regards the points last mentioned a comparison with *Bowmanites Dawsoni* and *Sphenophyllum fertile* is especially indicated. On all these grounds it seems clear that *Cheirostrobos* finds its natural place in the class Sphenophyllales, as the type of a special family, the *Cheirostrobeae*.

The Sphenophyllales present, as we shall see, evident marks of affinity with the Equisetales, both in their external morphology and in the structure of the sporangiophores and sporangia, as shown most evidently in the case of *Cheirostrobos*; the connection is sufficiently close to justify Lignier's proposed association of the two classes in a common group, Articulatae. On the other hand the simple, protostelic anatomy is much more primitive than anything we find in Equisetales, and is rather suggestive of a relationship to Lycopodiales, or

at least to Psilotales, with which, on other grounds an affinity is probable. The whole question of the systematic relations of the Sphenophyllales will be discussed below, at the close of the Section on Lycopsidea; in the mean time it may be pointed out that they clearly represent a synthetic group, combining the characters of various other phyla, while at the same time showing distinctive features of their own. We are thus led to suppose that the Sphenophyllales may probably have been the last, specialized descendants of a very ancient common stock which, in all probability, reached its maximum at a time long prior to the Carboniferous, from which most of our fossil evidence is derived. It is therefore extremely interesting to find that Nathorst has recently demonstrated the existence in Devonian times, of a striking type of plant, previously unrecognised, which appears to have been at least related to the Sphenophyllales, even if not referable to the same class. *Pseudobornia ursina* (Nathorst, 1894 & 1902) the fossil in question, from the Upper Devonian of Bear Island, is at present only known in the form of impressions, but the specimens are good, and the external characters well exhibited. The main stems, which are believed to have been creeping, are of considerable size, reaching about 10 cm in diameter in their present flattened condition. The stem was articulated and branched, and on the smaller branches the whorled leaves are found in position. Several are borne in a verticil, the number being most probably four, according to Nathorst's careful observations; each leaf is of a highly compound form; seated on a short petiole, it divides by repeated dichotomy into several leaflets, which are themselves deeply pinnatifid, with numerous fine segments. When the leaves were first discovered, in an isolated state, they were supposed to represent some peculiar form of Fern-frond. The fructification is in the form of long, lax spikes, bearing whorled sporophylls, resembling reduced vegetative leaves. A sporangium appears to have been borne on the lower part of the sporophyll, but there is no information as to its mode of insertion. Indications of probable megaspores were observed.

This remarkable plant is provisionally regarded by its discoverer as the type of a distinct class — the Pseudoborniales. As recognized by Prof. Nathorst, there are certainly indications of affinity with the Sphenophyllales and with the most ancient members of the Equisetales. The complexity of the leaves suggests a comparison with *Cheirostrobus*, which was characterized by so great an elaboration of the sporophyll, but the *Pseudobornia* fructifications appear to have been widely different. It is not improbable that the habit of the unknown stem on which the *Cheirostrobus* strobili were borne may have had something in common with that of *Pseudobornia*. In any case Prof. Nathorst's

discovery is of the greatest interest, and we may hope that our knowledge of this ancient group of plants may eventually be increased by the discovery of specimens showing structure.

II. Equisetales.

The Palaeozoic Equisetales, often made into a class of their own, under the name Calamariales or Calamariaceae, were one of the dominant groups of plants at that period, attaining the stature of large trees, which appear to have formed an important constituent of the Carboniferous forests. Hence their organization was in various respects on a higher level than that of their recent survivors, represented by the genus *Equisetum*; at the same time, allowing for these adaptive differences, the structure of the Calamariaceae had so much in common with that of our familiar Equisetaceae that no very detailed description, except perhaps as regards the fructifications, is necessary for our present purpose.

Even in habit there seems to have been a considerable resemblance to recent forms. The leaves were always in whorls, and usually of simple form and comparatively small size, though not so reduced as in *Equisetum* itself. In the oldest known Calamarian, however, the Devonian and Lower Carboniferous genus *Archaeocalamites*, the leaves were often dichotomously compound, thus showing an interesting analogy with the foliage of *Pseudobornia* and the Sphenophyllales. In a later genus, the *Autophyllites* of Grand'Eury, dichotomous leaves have also been observed. In various Calamariaceae there is evidence that the leaves of a verticil were connate at the base, forming a sheath, though the free laminae were probably always more developed than in the recent family, and generally of a linear or lanceolate form. The leafy branches have been divided among the genera *Annularia*, *Asterophyllites* and *Calamocladus*, but it is not necessary to enter into their distinctive characters here. The stems were always more or less branched, and a number of genera or subgenera have been founded on characters derived from the distribution of the branches on the main axis. Structural specimens show that, as in the recent genus, each branch was commonly inserted between two leaves, and slightly above the node. In many Calamites there is evidence that the aerial stem sprang from a horizontal rhizome, while in other cases it is found with an independent, rooting base.

The anatomical structure of all parts of the plant is now known in a number of instances, but the correlation of the various organs in their different states of preservation still presents great difficulties.

The anatomy of the stem in its young condition is closely similar to that of a recent *Equisetum* and thus deviates widely from the Sphenophyllaceous type. The usually fistular pith is surrounded by a ring of collateral bundles, each, as a rule, accompanied by its carinal canal, in which the disorganized remains of the spiral tracheides can be detected. Thus the development of the wood was in these cases wholly centrifugal.

The wide gulf which thus exists between the Calamarian and the Sphenophyllaceous type of stem-anatomy is, however, to some extent bridged by a petrified Calamarian stem from the Lower Carboniferous of Scotland (named provisionally *Calamites pettycurensis*) in which a certain amount of centripetal xylem is present, lying on the medullary side of the carinal canals. It is possible that the stem in question may prove to be referable to *Archaeocalamites*, though the stems of that genus previously investigated have not been found to contain centripetal wood.

The longitudinal course of the vascular bundles and their relation to the leaves are broadly comparable to the conditions in *Equisetum*, though more complex and variable in the Palaeozoic representatives of the class. The leaf-traces and leaves of successive verticils are commonly alternate in most of the Calamariaceae, but in *Archaeocalamites* they are superposed, an interesting point of agreement with the Sphenophyllales. The absence of foliar gaps, on which Jeffrey lays stress, may hold good in the case of *Archaeocalamites*, but if I rightly interpret the structure, they are present in most Calamariaceae as well as in the recent genus. In fact there is no point in which the Equisetales show so marked an advance on the Sphenophyllales as in their vascular anatomy; in this respect they reach the level of the simpler Gymnosperms or Dicotyledons — an interesting example of parallel development.

In all except the youngest twigs a zone of secondary wood and bast, often of great thickness, has been formed by means of a normal cambium, the cells of which, together with those of the phloem, can be observed in favourable cases. In *Calamites* itself (the *Arthropitys* of Goeppert) the secondary wood is of a simple structure comparable to that of the less differentiated Coniferous woods, but usually with more or less scalariform pitting on the tracheides. *Calamodendron*, from the Upper, and *Arthrodendron* from the Lower Coal-Measures are characterized by the complex structure of the principal medullary rays, which contain much fibrous tissue in addition to the usual ray-parenchyma.

The simple structure of the leaves need not detain us; the adventitious roots (formerly known as *Astromylon*) were borne directly on the stem, not, as in *Equisetum*, on special rhizophorous branches.

Maslen (1905) has recently worked out their relation to the stem and finds that they were borne at the nodes, in much the same way as the branches, but inserted at a somewhat lower level. The structure is in all respects that typical of roots; the main roots were polyarch with a large pith, while the smallest rootlets had no pith and were often tetrarch. The wide lacunar cortex indicates that they grew in a watery substratum, and an interesting feature is the presence of a double endodermis exactly as in the recent *Equisetum*.

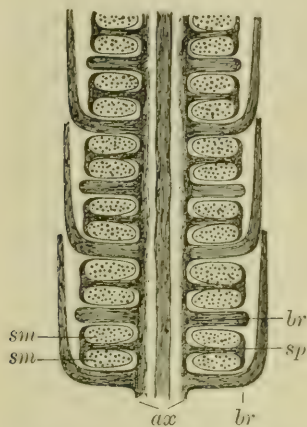


Fig. 5. *Calamostachys*. Diagram of cone in radial section; *ax*, axis, which bear successive verticils of bracts (*br*) and peltate sporangiophores (*sp*); *sm*, sporangia borne on the sporangiophores. As the bracts are alternate with one another their upturned tips are only shown in every alternate verticil.

The *Fructifications* of the Calamariae are of several different types, nearly all of which show an evident relation to the wellknown strobilus of *Equisetum* though usually of more complex organization. The best known form, which appears in a number of species, may be described under Schimper's name *Calamostachys* (Fig. 5). This is characterized by the fact that the axis of the cone bears, in regular succession, whorls of sporangiophores and of sterile bracts, the former inserted midway between the latter. The bracts in a verticil are often just twice as many as the sporangiophores but sometimes the difference in number is not so great. A curious point is that the bracts of successive sterile whorls are alternate with one another, while the sporangiophores, considered by themselves, are strictly superposed.

The anatomy of the axis of the cone is essentially that of a Calamarian twig, though somewhat reduced in the case of the smaller forms of *Calamostachys*, such as the common British Coal-Measure species, *C. Binneyana*. A characteristic nodal structure only exists at the insertion of the sterile bracts; its absence in the case of the fertile verticils may be explained by an observation of Renault's (1896) according to which the vascular supply of the sporangiophores is derived from the bracteal node next below. The number of vascular bundles in the axis is usually equal to that of the sporangiophores in a verticil; hence, when the bracts are twice as numerous, two traces pass out at the node from each axial bundle. Immediately above their exit a third small bundle, according to Renault's observations on *C. Zeilleri* and *C. Grand'Euryi*, springs from the node, passes up

through a considerable part of the internode above, and then bends downwards and outwards to enter the corresponding sporangiophore. This fact is of the greatest interest, as it tends to show that the sporangiophores, though so widely separated from the bracts, are in reality their ventral appendages, just as in the case in the fructifications of *Sphenophyllales*.

The bracts of each verticil may be gamophyllous or polyphyllous; in either case their erect limbs protect the sporangiophores above them. The sporangiophores themselves are peltate, each bearing four sporangia, as in *Cheirostrobilus*. In certain species, as in *C. Binneyana*, specimens of which are extremely common, there seems to be no doubt that homospority prevailed, while in others, as in *C. Casheana*, there is a marked differentiation of microspores and megaspores, occurring in distinct sporangia, though sometimes on the same sporangiophore. The abortion of certain spores which has been observed both in the homosporous species and in the megasporangia of the heterosporous *C. Casheana*, may throw some light on the origin of heterospority in this group of plants.

Palaeostachya, the species of which are less common in the petrified condition than those of *Calamostachys*, differs essentially from that genus in the position of the sporangiophores, which, instead of lying midway between the verticils of bracts, occupy an apparently axillary position, immediately above the subtending sterile whorl (Fig. 6). One might thus be tempted to believe that in this type of cone there was a nearer approach to the conditions in the *Sphenophyllales*, the sporangiophores showing an evident relation to the bracts of the subjacent verticil. The case however appears not to be so simple. The British species, *Palaeostachya vera*, originally described by Williamson, is now in course of more detailed investigation by Mr. Hickling of Manchester, who kindly allows me to quote some of the results of his unpublished observations. The anatomy of the axis is of the ordinary Calamarian type, except that the vascular bundles are approximated in pairs. "The sporangiophores

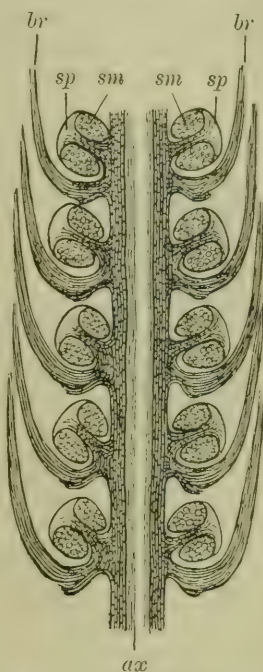


Fig. 6. *Palaeostachya*. Diagram of cone in radial section; *ax*, axis, which bears verticils of bracts (*br*) with peltate sporangiophores (*sp*) in their axils. *sm*, sporangia. After Renault.

strongly resemble those of *Calamostachys*, and are equal in number to the bundles of the axis (normally 18) and opposite to them. The number of bracts is probably the same, *certainly not double as in Calamostachys*." "The vascular strands supplying bracts and sporangiophores arise from the same node. The bract-bundles pass almost horizontally through the cortex to the bracts they supply. The sporangiophore-bundles ascend through half an internode *in contact with their corresponding axial bundles*, then sharply double back and descend to enter the sporangiophores."

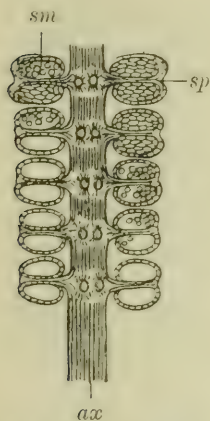


Fig. 7. *Archaeocalamites*. Part of cone showing the axis (*ax*) in surface view bearing superposed verticils of peltate sporangiophores (*sp*) without bracts; *sm*, sporangia. After Renault.

"Hence, from the evidence of vascular supply the sporangiophores may be regarded as virtually axillary, but their *present* axillary position is *secondary*, not primary."

It thus appears probable that *Palaeostachya*, instead of representing, as has been supposed, a link between the Sphenophyllales and the *Calamostachys* form of strobilus, may rather be regarded as a modification of the *Calamostachys* type.

None the less, the evidence of *Calamostachys* itself is sufficient to establish a clear relation between the Calamarian fructifications and those of the Sphenophyllales.

The modification of the strobilus had, however, gone further, even in early Palaeozoic times. Renault (1896) has described certain fragmentary fructifications, of Lower Carboniferous age, which he attributes on good grounds to *Archaeocalamites* (Fig. 7). The axis bears superposed verticils of peltate sporangiophores, 8—10 in a verticil, each bearing 4 sporangia, as in other Calamarian fructifications; some of

the specimens shew as many as 10 successive fertile whorls, but there is no sign of any bracts. Possibly all the appendages were fertile, as in a recent *Equisetum* and in *Sphenophyllum fertile*, or it may be that scattered bract-whorls occurred at long intervals, as appears to have been the case in *Pothocites*, another fructification attributed to the genus *Archaeocalamites*. *Equisetites Hemingwayi* (Kidston, 1892) from the Middle Coal-measures is another example of an *Equisetum*-like strobilus. In the absence of any specimens showing the internal structure it is useless to speculate on the morphology of these fructifications. It may however be pointed out that, as the case of *Sphenophyllum fertile* shows, the exclusive or preponderating presence of fertile appendages by no means militates against an affinity with Sphenophyllales.

Yet another form of fructification, the genus *Cingularia*, of Weiss, has been referred to Calamariaceae or placed provisionally between that class and the Sphenophyllales. The chief character is that the sporangiophores, which are not peltate, and are described as bearing 4 sporangia on the lower surface, are inserted immediately *below* the verticil of bracts, with which, according to the latest observations, they seem to have been partially fused. This curious arrangement suggests the dorsiventral lobing of the Sphenophyllaceous sporophyll in an inverted form, but the example of *Palaeostachya* warns us that in the absence of structural evidence such interpretations are highly precarious. It may be that, as Lignier (1903) has suggested, *Cingularia* represents an exaggeration of the displacement which we find in *Calamostachys*, the sporangiophores, in spite of appearances, really belonging to the sterile whorl below.

Relation of Equisetales and Sphenophyllales.

The general morphological agreement between the two classes is manifest, as shown by the articulated stems with constant verticillate arrangement of the appendages. *Archaeocalamites*, the oldest of the known Equisetales, distinctly approaches the Sphenophyllales in the superposition of the verticils and in the dichotomously divided leaves. In many Calamariaceae the individual leaves resemble the leaves or leaf-segments of the plurifoliate *Sphenophyllums* so closely that the external characters scarcely allow of a distinction between the two groups.

These, however, are only outward resemblances. Lignier has endeavoured to place the comparison on an anatomical basis. In the typical species of *Sphenophyllum* there are 6 leaves in a whorl, but the vascular bundles supplying each two leaves start from the same angle of the triarch stele. Hence Lignier infers that *three* was the original number of leaves in a verticil. In some species the increased number of leaves has affected the stele itself, each of its three angles being double. In cases where the leaves are further segmented, a further forking of the bundles within the cortex takes place. In the Calamariaceae the increased dimensions of the stem have involved a corresponding multiplication of the leaves and of the bundles in the axis. But in cases like the fructification of *Calamostachys* we still have a clear analogy with *Sphenophyllum* in the fact that each two bracts receive their vascular supply from the same axial bundle, while in other instances (e. g., *Palaeostachya vera*) the axial bundles are themselves duplicated, forming evident pairs. There are thus anatomical grounds for believing that the numerous leaves of a Calamite, like those in certain forms of *Sphenophyllum*, represent the segments

of a smaller original number. On the whole the agreement in the vegetative organs of the two classes appears sufficiently close to be indicative of real affinity. The difference in the structure of the stele is undoubtedly great, but, as we have seen, there are some indications of intermediate forms.

When we come to the fructifications the agreement is more striking. The detailed structure of the sporangia is very similar throughout the two groups, and the resemblance extends to the sporangiophores, which in the case of *Cheirostrobos*, in particular, are practically identical with those of *Calamostachys*; in the bisporangiate Sphenophyllales the agreement is still evident, though it is naturally diminished in the *Sphenophyllum Dawsoni* type, where the sporangiophore has only a single sporangium to carry.

Throughout the Sphenophyllales the sporangiophores appear as ventral lobes of the sporophyll, while in one species the dorsal lobes are also enlisted for the same service. As we have seen above, there is anatomical evidence that in *Calamostachys* and *Palaeostachya* the sporangiophores are the more or less displaced ventral appendages of the bracts next below them on the axis. The *Equisetum* type of strobilus (already represented in the Palaeozoic flora) appears to present difficulties, but they are not insuperable. In *Sphenophyllum fertile* both dorsal and ventral lobes of the sporophyll are fertile, and if the same displacement took place under these conditions as we actually find in *Calamostachys* there would be a near approach to the *Equisetum* arrangement. Other explanations have been suggested, but need not be discussed here.

Taking all the characters, vegetative and reproductive, into account, the affinity of the Equisetales with the wholly Palaeozoic group Sphenophyllales may be regarded as established.

It has been proposed (Potonié, 1897 and 1900) to found a group Protocalamariaceae to include *Archaeocalamites*, *Cheirostrobos* and probably *Pseudobornia*, the proposed group occupying an intermediate place between Sphenophyllales and Calamariaceae proper. While the general idea of the relationships underlying this suggestion is quite in accordance with the views expressed above, the types included under Protocalamariaceae seem too heterogenous to be usefully associated in a special class. *Archaeocalamites*, though it shows some approach to the Sphenophyllales, is none the less a manifest Calamarian, while in *Cheirostrobos* the Sphenophyllaceous characters are evidently predominate. *Pseudobornia* is probably, in the present state of our knowledge, best kept in a distinct class, as Nathorst proposes though perhaps it has the strongest claims of any known genus to be called a Protocalamarian.

III. Psilotales.

It is not my purpose, under the above heading, to discuss the highly doubtful fossils, such as *Psilophyton* and *Gomphostrobus*, which have sometimes been referred to the Psilotaceae, but rather to consider the affinities of the recent group in the light of our knowledge of the Palaeozoic Sphenophyllales. The two points on which the question turns are the anatomy of the stem and the morphology of the sporophyll. As regards the anatomy, it has already been pointed out that *Psilotum* presents a nearer analogy with the Sphenophyllales than any other recent plant, the resemblance being most marked in those branches where the stele is triarch and the xylem extends to the centre. The discovery by Boodle that, at the base of the aerial stem and in adjoining parts of the rhizome of *Psilotum*, a well-marked formation of secondary wood may take place in old plants, strengthens the anatomical analogy in a striking manner. The anatomy by itself, however, would go for comparatively little, considering that anatomical resemblances between the Psilotaceae and certain recent and fossil Lycopods are also evident. We must now examine the evidence afforded by the reproductive organs.

The nature of the synangium of the Psilotaceae has long been in dispute. While the earlier botanists, influenced no doubt by the prevailing tendency to compare reproductive organs with buds, regarded the synangium as an axillary structure, Brongniart, in 1836, first pointed out its epiphyllous position. Since then there have been two principal views of the nature of the Psilotaceous sporangium, that of Mettenius, Luerksen, Celakovsky, Solms-Laubach and Bower, who regarded it as the direct product of the subtending leaf, and that of Juranyi, Sachs, Strasburger, Goebel and Bertrand, who held that the synangium represents a fertile branch, of which the two first leaves are fused to form the forked bract. The latter view demands the assumption that the sporophylls are entirely suppressed, a condition for which it would be difficult to find an appropriate analogy.

On the foliar view the forked bract is itself the sporophyll. While some authors, and notably Bower, have interpreted the synangium simply as a sporangium which has become septate, Celakovsky has regarded it as representing a fertile, ventral lobe of the sporophyll, comparable to the spike of *Ophioglossum*, a view which is more in harmony both with the structure and the development. The comparison with Ophioglosseae was also emphasized by Mettenius and Solms-Laubach, and from a purely morphological point of view is an eminently fertile one. There can scarcely, however, be any question

of actual affinity between two groups so widely divergent in all their remaining characters. Can we not find some other group possessing ventral sporangiophores with which an affinity is more probable? Such a group exists in the Sphenophyllales, in which the sporangia are constantly borne on ventral lobes of the sporophyll, each fertile lobe having its own vascular supply, arising as a branch-strand from the bundle of the dorsal lobe. In *Tmesipteris* (the less reduced of the two genera of Psilotaceae) the agreement with *Sphenophyllum* in this respect is clear. A leaf-trace passes out from the stele and enters

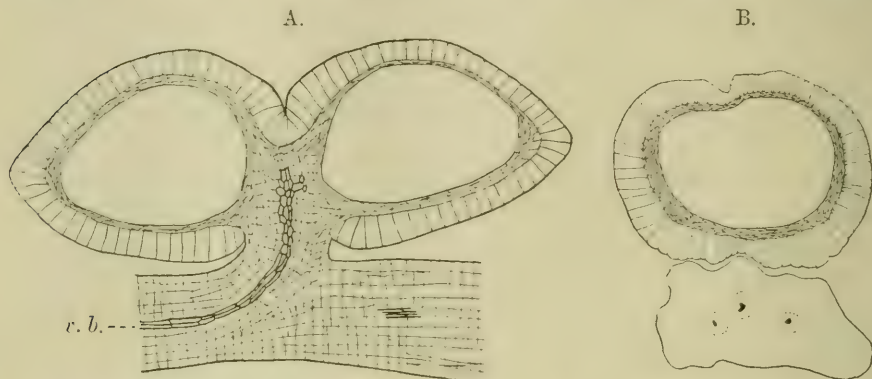


Fig. 8. *Tmesipteris*. A. Diagrammatic radial section of synangium and part of sporophyll, showing vascular bundle, *v. b.* passing into sporangiophore from the sporophyll; on the right, part of one of the bundles of the forked sporophyll is shown. — B. Transverse section of synangium and sporophyll in a plane lying between the sporangiophore and the axis. In the sporophyll 3 vascular bundles are shown, the middle one belonging to the sporangiophore, and the two lateral strands to the forked sporophyll.

the base of the sporophyll, where it divides into three (Fig. 8, B). Two of its branches enter the two forks of the sporophyll itself, while the third turns upwards, passes through the pedicel of the synangium, and extends into the septum between its two constituent sporangia (Fig. 8, A). Thus the position of the pedicellate synangium and its anatomical relation to the subtending sporophyll correspond exactly to the conditions in the Sphenophyllales. The comparison, which I first pointed out in 1897 and further emphasized three years later, has received valuable support from the observations of Prof. Thomas of Auckland, New Zealand, who has had more favourable opportunities for the study of *Tmesipteris* in its natural habitats than any other observer. He has found (Thomas, 1902) that certain interesting variations occur in *Tmesipteris* under normal conditions. The most important of these consists in the repeated bifurcation of one or both segments of the sporophyll, a synangium being present at each fork. In the commonest case, when only one segment undergoes

further bifurcation, there are thus two synangia, and three segments in all, while, if both bifurcate, we have three synangia and four segments. The variation occurs in the middle region of the reproductive zone in the most vigorous plants, and is extraordinarily frequent. In a private letter, Prof. Thomas informs me that he has "found as many as 150 sporophylls of repeated dichotomy on a single plant, and shoots also in which an actual majority of the sporophylls show two or three groups of sporangia". It must be remembered that these elaborated sporophylls occur under the most favourable conditions and are in no way of the nature of monstrosities. Prof. Thomas compares them with the sporophylls of *Cheirostrobus*, where there are normally three sterile segments and the same number of sporangio-phores; a still closer parallel may perhaps be found in the repeatedly dichotomous sporophylls of *Sphenophyllum majus* (Fig. 3), with which the agreement seems to be almost exact, except that in that plant there are four sporangia in each group, whereas in *Tmesipteris* there are two, or in exceptional cases three. In other instances observed by Thomas the synangium acquires a relatively long stalk, with somewhat pendulous sporangia, strongly recalling *Bowmanites Römeri*.¹⁾ Some similar variations to those in *Tmesipteris* were found by the same observer in *Psilotum*. The repeatedly dichotomous sporophylls, which are so frequent as clearly to fall under the head of normal variations, certainly appear to be fatal to the idea of any near affinity between Psilotales and the Lycopods, while they strongly support a relationship to the Sphenophyllales rather than to any other group. This relationship also explains the normally forked sporophyll of *Psilotum* and *Tmesipteris*; it may well represent the dichotomous form of leaf so common in *Sphenophyllum*. If we take the anatomical characters also into account, there can be no doubt that on the whole of the evidence there is a good case for the Sphenophyllaceous affinities of the Psilotaceae. The arguments on which the comparison of this group with the Ophioglosseae was based, apply with far greater force to the Sphenophyllales, and are supported by additional characters sufficient to indicate real relationship rather than mere analogy.

Prof. Thomas considers that we are justified in including the Psilotaceae in the class Sphenophyllales and in this he is followed by Prof. Bower in his latest work. If we were compelled to choose between Sphenophyllales and Lycopodiales, I should certainly incline to the former alternative, as expressing the nearer affinity, but the differences between Psilotaceae and the Palaeozoic plants which have hitherto constituted the class Sphenophyllales seem to me too great

¹⁾ I pass over the cases in which the synangium is replaced by a leaf-lobe of normal appearance, because these are evidently of a teratological nature.

to render a union under the same name desirable. The most obvious difference, of course, is the phyllotaxis, spiral or at least scattered in the Psilotaceae but verticillate in the Sphenophyllales. From the great constancy of this character throughout the groups included under Articulatae I am inclined to attach considerable importance to it. Further, on present evidence, the mode of branching seems also to mark a distinction between Psilotaceae and the Sphenophyllales, dichotomy of the stem occurring in the former, but not, so far as we know, in the latter. For these reasons I prefer to treat *Psilotum* and *Tmesipteris* as forming a class of their own, the Psilotales, having most in common with the Sphenophyllales, though not wholly without the Lycopodiaceous affinities which have hitherto been attributed to them.

IV. Lycopodiales.

As is well known, the Lycopods of the Palaeozoic period formed one of the dominant groups of plants, as shown by the great number both of species and individuals, the lofty arboreal habit of most of them, and the high organization which they attained. While the best known representatives, the Lepidodendreae, were trees, reaching a height of 30 metres or more, there is evidence for the contemporary existence of small herbaceous plants, resembling the Club-mosses of the recent flora. The extensive genus *Lepidodendron*, which we may take as typical of the Class, ranges from the Devonian to the Permian. The species were trees, with a tall upright shaft bearing numerous dichotomous branches forming a dense crown, and clothed with numerous long and narrow simple leaves, ranged in a complex spiral or verticillate phyllotaxis. When the leaves were shed, their bases remained on the stem, and the sculpturing which they present affords the external characters by which the "species" are commonly distinguished. The markings on the leaf-cushion and scar are described in all the text-books and need not detain us here. At the base the stem branched out into the dichotomous subterranean organs, bearing numerous rootlets, to which the name *Stigmaria* is applied.

Anatomically, the stem of the Lepidodendreae is in all cases monostelic, with centripetal primary wood, which may extend to the centre, or form a ring enclosing a medulla. While in *Lepidodendron*, *Bothrodendron*¹⁾ and some species of *Sigillaria* the primary wood is continuous, in other *Sigillariae* (*S. Menardi* and *S. spinulosa*) the

¹⁾ Mr. LOMAX has shown that the stem called *Lepidodendron mundum* by Williamson, who described its structure, is in reality a *Bothrodendron*.

xylem-ring is broken up, more or less completely, into distinct bundles. These bundles, however, never pass out into the leaves, but in all cases the single, usually collateral leaf-trace is detached from the stele without giving rise to any leaf-gap.

In most species there was a considerable development of centrifugal secondary wood, consisting of tracheides and medullary rays, with a marked radial arrangement of the elements. In a few species (e. g. *Lepidodendron Harcourtii*, the first fossil Lycopod discovered with structure preserved) no secondary wood has yet been observed. Almost without exception both primary and secondary tracheides are of the scalariform type. Although the presence of primary phloem can be recognised with certainty, some doubts have been expressed as to the production of secondary phloem by the cambium. In certain cases (*Lepidophloios fuliginosus* and *Lepidodendron obovatum*¹⁾) the secondary xylem may be largely, or even wholly, parenchymatous. In all cases, even where secondary vascular tissues have not been observed, there was an extensive formation of periderm, chiefly in the form of a phelloderm probably produced on the inner side of the generative layer.

The leaves show marked xerophytic adaptations; the vascular bundle was surrounded by a sheath of tracheal transfusion tissue, and the stomata were commonly sheltered in two deep grooves on the lower surface of the leaf. In the curious genus *Sigillariopsis* the leaf is traversed through most of its length by two vascular bundles, a unique case among Lycopods. According to Renault, the French species of this genus is further remarkable for the occurrence of pitted, as distinguished from scalariform tracheides.

An interesting feature in the leaves of the Palaeozoic Lycopods is the very general presence of a ligule, situated, like that of the recent Ligulatae, on the upper side of the leaf-base and usually seated in a deep pit.

As will be gathered from the short summary just given, there is no essential structural difference between *Sigillaria* and other Lepidodendreae, for the division of the xylem-ring into separate bundles is by no means constant for the genus, or even for the species. In habit, however, the *Sigillarias* must have been peculiar, for the stem appears to have branched but sparingly, or even, in some cases, not at all, the tall upright trunk terminating, like a *Xanthorrhoea*, in a sheaf of long, grass-like leaves. The leaves were usually arranged in conspicuous vertical series, marked, in a large section of the genus, by the presence of prominent ribs.

Our knowledge of *Stigmaria*, which represents the subterranean parts of the Lepidodendreae, is still very imperfect, although fossils

¹⁾ Scott, Annals of Botany, July 1906.

of this nature are among the very commonest Carboniferous specimens, both as casts and petrifications. The difficulty is that it is still impossible to refer the various specimens of *Stigmaria* to the species, or even the genus to which they belonged. *Stigmaria* has been found in connection with the stems both of *Sigillaria* and *Lepidodendron*; four main Stigmarian branches were usually given off from the base of the upright stem; they are dichotomously branched, and bear numerous, spirally arranged rootlets, which, like the main axis, are repeatedly forked. In the common British form, *S. ficoïdes*, the main axis has a ring of centrifugal wood, accompanied by phloem and surrounding a pith; centripetal xylem is wholly absent and there is no clear distinction between primary and secondary wood. In other species, however, centripetal primary wood is present. Periderm was formed abundantly as in the stem. The rootlets have a totally different structure, each containing a monarch stele as in the roots of a recent *Isoetes* or *Selaginella*. A peculiar feature is the presence of radial vascular strands, connecting the protoxylem of the stele with groups of cortical tracheïdes (Weiss, 1902). The morphology of *Stigmaria* has been much disputed; so far as the main axis is concerned the best analogy, though a somewhat remote one, appears to be with the rhizophores of *Selaginella*; the rootlets agree so nearly with the roots of some recent Lycopods that there seems little doubt as to their homologies, though their peculiar arrangement has led some authors to interpret them as modified leaves.

Anatomically the *Lepidodendreae* are a well-characterised group, as to the affinities of which there can be no doubt, even apart from the evidence of fructification. The primary anatomy is of simple Lycopodiaceous type, comparable to that of the aerial stem of *Selaginella spinosa* or a large stem of *Psilotum* — the higher anatomical organization is chiefly expressed in the general occurrence of secondary growth. Except for the very different arrangement of the foliar traces there is a certain resemblance between the stelar structure of a *Lepidodendron* and that of *Cheirostrobus* among the Sphenophyllales. Otherwise there is little in the vegetative characters which throws any new light on the affinities of the class.

The *Fructifications* of the *Lepidodendreae* are grouped under several generic names. In *Lepidostrobus*, the most extensive and oldest-established of these genera, the organization is essentially that of a Lycopodiaceous cone (Fig. 9). The axis, resembling a vegetative twig in structure, bears numerous spirally arranged sporophylls, each of which has a single large sporangium on its upper surface, attached almost throughout its whole length. The sporophyll has an up-turned lamina, between which and the end of the sporangium a ligule is situated, showing that the whole of the long horizontal pedicel on

which the sporangium is seated corresponds to the base of the vegetative leaf (Maslen, 1898 & 1899). The sporangium, often of very large dimensions compared with that of a recent Lycopod, commonly has a palisade-like outer wall. It is almost certain that all *Lepidostrobi* were heterosporous, the microsporangia and megasporangia being sometimes produced on separate cones, sometimes on different parts of the same cone, as in recent *Selaginellae*. The latter, for example, was the case in the cone of *Lepidodendron Veltheimianum*, where the megasporangia occupy the lower part, just as in the recent genus (Fig. 9). In other cases a cone, apparently complete, has been found to bear microsporangia only.

The microspores are very small (as little as $20\ \mu$ in diameter) of tetrahedral form, and present in immense numbers in each sporangium. The megaspores are of relatively great size (often 1 or even 2 mm in diameter) tetrahedral, like the microspores, in shape, and only present in small numbers, sometimes 8 or even 4, in the sporangium. Megaspores, usually isolated, are extremely common in the petrified material of the English Coal-Measures; in certain species their wall is clothed with bristles, among which microspores are commonly found entangled. At a point corresponding to the apex of the tetrahedron the megaspore, in most cases, opened by flaps, often highly developed, forming a passage, through which, presumably, fertilization was effected. The newly discovered megaspores of *Lepidostrobus foliaceus*, of which not more than 4 appear to have been produced in a sporangium, possessed a curious episporic appendage, suggesting the so-called "swimming apparatus" of *Azolla*.¹⁾ The prothallus within the megaspore of *Lepidostrobi* is occasionally found preserved, and the archegonia have even been recognized.

An undescribed Lycopodiaceous fructification from the English Lower Coal-Measures, provisionally named *Mazocarpon*, is remarkable for the fact that the large, sausage-shaped megaspores are imbedded in a solid parenchymatous tissue which occupies the interior of the

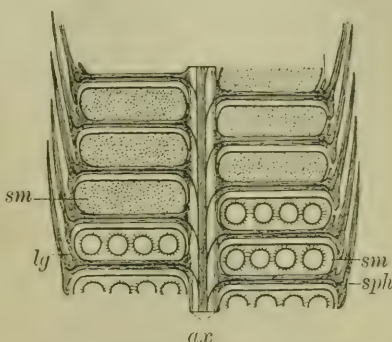


Fig. 9. *Lepidostrobus*. Diagram of heterosporous cone, in radial section. *ax*, axis; *sph*, sporophylls; *sm*, sporangia, seated singly on the upper surface of each sporophyll; *lg*, ligules; the microsporangia, in upper part of cone, contain numerous microspores, while the megasporangia below are shown containing 4 megaspores each.

¹⁾ R. Scott, New Phytologist, June 1906.

sporangium. In this fossil the prothallus is often more or less perfectly preserved, and the archegonia can sometimes be distinguished.

Another genus of Lycopodiaceous cones, *Spencerites* (Williamson, 1878, 1893; Scott, 1897; Berridge, 1905), of which two Lower Coal-Measure species are known, is of interest from the characters of the spores and the mode of insertion of the sporangia. The sporophylls are sometimes arranged very regularly in alternating verticils,

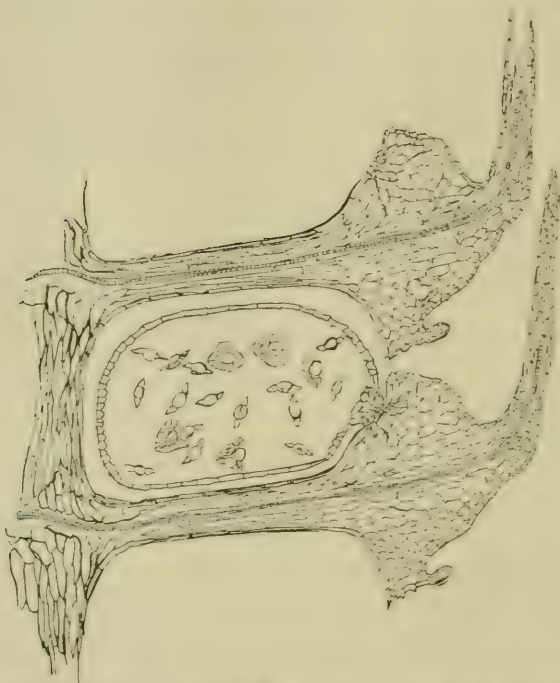


Fig. 10. *Spencerites insignis*. Somewhat diagrammatic radial section of part of the cone, showing 2 sporophylls in connection with the axis. On the lower sporophyll the sporangium is shown, attached at its distal end to the ventral outgrowth of the sporophyll; within the sporangium some of the characteristic winged spores are shown. After Miss Berridge.

though in other cases the phyllotaxis appears to have been spiral. The sporophyll in *S. insignis* consists of a narrow pedicel bearing an upturned lamina with a dorsal lobe; at the base of the lamina is a massive ventral outgrowth, to which the distal end of the sporangium is attached by a narrow neck (Fig. 10). This mode of insertion is quite different from that in *Lepidostrobus*, and the presence of the ventral sporangiferous lobe has suggested a comparison with the Sphenophyllales, though the absence of any vascular supply to the ventral lobe renders the analogy somewhat remote. The spores are

intermediate in size between the microspores and megaspores of a *Lepidostrobus*, and are furnished with a very characteristic wing, which probably aided in dispersal. As only one kind of spore has been observed it is possible that *Spencerites* was homosporous, though the number of specimens investigated is not sufficient to place this conclusion beyond doubt. Vegetative stems, agreeing very closely in structure with the axis of *Spencerites*, are known, and suggest a possible relation to *Bothrodendron*.

The discovery of the heterosporous cones of *Sigillaria* (*Sigillariostrobus*) was important as proving the Cryptogamic nature of these plants, long regarded by Brongniart and his followers as Gymnosperms. Structurally, *Sigillariostrobus* appears to present no very essential distinctions from the *Lepidostrobus* type.

The most interesting, however, of the Palaeozoic Lycopodineous fructifications are those which show a near approach to the production of seeds. At present two genera are known in which the megasporangium assumed a seed-like character — *Lepidocarpon* and *Miadessmia*. In *Lepidocarpon* (Scott, 1901) the anatomy and morphology of the megasporangiate cone, in its young condition, are in all respects those of an ordinary *Lepidostrobus*.

The megasporangia are attached, in the usual manner, to the upper surface of the sporophylls, which are provided with ligules, as in *Lepidostrobus*. The palisade-structure of the sporangial wall is also the same as in that genus. In each megasporangium, however, only a single megaspore came to perfection, filling practically the whole cavity, like an embryo-sac; its three sister-cells can often be detected in an abortive condition. At maturity, the megasporangium was enclosed in an integument (Fig. 11), springing from the upper surface of the sporophyll, and forming a complete investment to the sporangium, except for a narrow crevice along the top, comparable to a micropyle, but of great length, corresponding to the radial elongation of the sporangium. Within the one functional megaspore, a prothallus was developed,

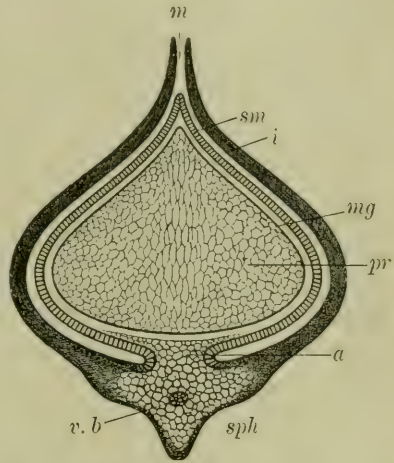


Fig. 11. *Lepidocarpon Lomaxi*. Diagrammatic section of seed-like organ cut in plane tangential to the parent strobilus. *sph*, sporophyll; *v. b.*, vascular bundle; *i*, integument; *m*, micropylar crevice; *sm*, wall of sporangium; *a*, insertion of sporangium on sporophyll; *mg*, membrane of megaspore or embryo-sac; *pr*, prothallus filling megaspore.

which is sometimes excellently preserved, and was already present in the earlier stage of the megasporangium before the integument had been formed. The sporophyll, with its integumented megasporangium, was shed entire, and appears to have been indehiscent. Specimens of *Lepidocarpon* (probably referable to several species) are very common, both in the Lower Coal-Measures and in the much more ancient Lower-Carboniferous petrifications from Burntisland in Scotland. The analogies with true seeds, in the integument, the single megaspore, and the indehiscent character are evident; we are unfortunately without any evidence as to the stage at which fertilization took place. The fossil has long been known, but was formerly confused with the Gymnospermous seed *Cardiocarpon*, with which, of course, it has nothing to do.

Microsporangiate cones, probably belonging to *Lepidocarpon Lomaxi*, the common Coal-Measure species, have been observed. They are indistinguishable from the cones of a small *Lepidostrobus*, except that there are indications of an incomplete integument around the microsporangium. *Lepidocarpon Lomaxi* frequently occurs in association with *Lepidodendron Harcourtii*, and the agreement in anatomical structure between the two fossils is sufficiently close to render their connection probable. It would be a curious result, if this species of *Lepidodendron*, so long emphasized by the Brongniart School as the type, *par excellence*, of a true Cryptogamic Lycopod, should turn out to have borne so seed-like a fructification. If such organs had happened to be discovered in a *Sigillaria* they would no doubt, at one time, have been regarded as decisive evidence of its Phanerogamic nature.

The other genus of quasi-spermophytic Lycopods is very different from the former. The vegetative organs of *Miadesmia membranacea* were discovered by Bertrand in 1894 in the calcareous nodules of the English Lower Coal-Measures. The stem is exceedingly slender, and there is every reason to believe that the plant was a small, herbaceous form — almost the only instance of an herbaceous Palaeozoic Lycopod with structure preserved. The stem, which has a simple oligarch stele, bears numerous leaves, apparently arranged in 4 rows; each leaf possesses a relatively large and conspicuous ligule and is fringed at the edges by a membrane, one cell thick, breaking up into uniseriate hairs. This character renders the fossil easily recognizable, even in minute fragments.

A few years ago a megasporangiate fructification was found which there are good reasons for attributing to *Miadesmia* (Benson, 1902). The sporophyll bears a ligule exactly like that of the vegetative leaf of *Miadesmia*, and the lamina is fringed in the same way at the margins. The megasporangium is attached, at the proximal end, to the upper surface of the sporophyll, and contains a single megaspore,

filling its cavity. Externally the megasporangium is enclosed in an integument, springing from the upper surface of the sporophyll, and leaving only a narrow micropylar opening at the distal end, not at the top as in *Lepidocarpon*. The integument bears long tentacles, directed forwards, which may have played some part in guiding the wind-borne microspores to the micropyle.

There is thus a general analogy with *Lepidocarpon*, as regards the essential seed-like features, but the structure is quite different in detail. Of the two the *Miadesmia* fructification is perhaps the more advanced, for the sporangial wall is less developed than in *Lepidocarpon*, an indication that the protective function had been more completely taken over by the integument. Microsporophylls, probably referable to the same plant, have been found. They agree with the megasporophylls as regards the insertion of the sporangium, but no integument is developed.

It is remarkable that seed-like organs should have been found in two genera of Palaeozoic Lycopods so different as *Lepidocarpon* and *Miadesmia*, in each of which the character must, no doubt, have arisen independently. We can only conjecture that the circumstances of the time may have been peculiarly favourable to the adoption of the seed-habit. The early development of the prothallus, in the case of *Lepidocarpon*, makes it very probable that pollination, if not fertilization, took place on the parent plant, but we have no direct evidence on the subject. One striking difference from a typical seed is the fact that in both genera the whole sporophyll was shed with the megasporangium, and formed part of its investment. Analogies with the achenes and nuts of Angiosperms are too remote to be of service, and we must admit that in these Palaeozoic Lycopods the participation of the sporophyll marks a low grade of seed-evolution. In fact it is evident that in every respect the seed-like organs in question, even if they were functionally seeds, still stand very near the Cryptogamic type. In this they differ strikingly from the seeds of the Pteropsida series, which even in the earliest known examples are already highly differentiated organs, with little trace of their Cryptogamic origin.

Though there appears to be no sufficient evidence of any relation between the "seed-bearing" Lycopods and the higher plants, these curious fructifications are of great interest, for it is only in *Lepidocarpon* and *Miadesmia*, and, in a different way, in certain species of *Selaginella* at the present day, that we are able, as it were, to observe a seed *in statu nascendi*.

As regards the relation of Palaeozoic to recent Lycopods, it seems most probable that the latter were derived, for the most part,

from forms (perhaps such as *Lycopodites*) which have always been herbaceous, rather than that they are the reduced descendants of arborescent *Lepidodendreae*. It is possible, however, that the Triassic genus *Pleuromeia* may represent a link between the latter group and the recent *Isôites*, which, of all the living Lycopods, appears to have most in common with the *Lepidodendreae*.

Other points relating to the affinities of Lycopodiales will best be considered as a part of the broader question of the relations of Lycopsidea in general.

The Systematic Position of Lycopsidea.

The position of the Lycopsidea, which we provisionally accepted as a main natural division of Vascular Plants, requires some further consideration now that we have dealt with the various classes comprised in it, so far as our present subject demands.

Do the classes thus grouped together really form a natural association, more nearly related among themselves than to out-lying families of plants? So far as the Sphenophyllales and Equisetales are concerned, the affinities are clear and undoubted and have been sufficiently discussed above. We have also found reason to believe that, in a different direction, the Sphenophyllales show an affinity with the recent Psilotales. It is unfortunate that we have as yet no certain knowledge of the geological history of the Psilotales themselves; it is not to be supposed that they sprang from the Sphenophyllales as actually known to us, but rather that the two groups had a common origin. The same remark applies to the Equisetales, which though nearer to the Sphenophyllaceous type, cannot have been derived from any of the specialized forms of which alone the remains have come down to us. The Sphenophyllales as represented in the Carboniferous Flora are best regarded as the last, highly modified, members of an ancient synthetic stock which in still earlier times appears to have had genetic relations to various other Pteridophytic phyla. The Devonian *Pseudobornia*, though at present placed in a class of its own, may well have belonged to the same main stock with the Sphenophyllales.

The most difficult question is that of the relation of the Lycopodiales to this phylum. Anatomically an affinity seems indicated, for the simpler protostelic Lycopods agree very nearly with the Sphenophyllaceous type of stem-structure as represented in *Cheirostrobus*. The verticillate arrangement of the appendages and their vascular strands scarcely causes any difficulty, for it frequently occurs among Lycopods, though probably not in the form of superposed whorls. In the prevailing simple structure both of the leaf and of the repro-

ductive apparatus, the Lycopodiales differ widely from the Sphenophyllales. In these characters as well as in other respects the Lycopods constitute a wonderfully homogeneous group, so neatly rounded off as to give little hold for any hypothetical link with other classes of plants. *Sigillariopsis*, with its double foliar bundle, departs in some degree from the typical simplicity of structure, but there is not the slightest reason for regarding this peculiarity as an ancestral character.

In certain respects the Psilotales tend to connect Sphenophyllales with Lycopods, for while anatomy and morphology alike indicate a nearer affinity with the former, some relation to the latter may no doubt be traced in the anatomy and habit. In spite of this, the Lycopodiales remain a very isolated class, and though some connection with the ancient phylum represented by the Sphenophyllales appears probable, the common stock must lie very far back. Whether the simple relation between sporangium and sporophyll which characterizes the Lycopod series is native or acquired, may be left an open question. The analogy of the Psilotales rather suggests the latter alternative, and all comparative morphology teaches how often progress consists in simplification.¹⁾

The interpretation of the Lycopodiaceous sporangial apparatus as the result of simplification has often been upheld, and has found a supporter recently in Prof. Lignier, whose essay on the affinities of Sphenophyllales and Equisetales (Lignier, 1903) is a wonderfully suggestive contribution to the subject, though I cannot accept all his conclusions.

Prof. Lignier regards the Tmesipterideae (Psilotales) as the nearest living representatives of his hypothetical "Pro-Lycopod", which is supposed to have been the starting point of the vascular plants when they first diverged from the still earlier "Pro-Hepatic" type. The synangium of Psilotales is interpreted as a terminal spikelet with concrescent sporangia and two fused "phylloids" at the base. Prof. Lignier's "phylloids" are a primitive form of leaf derived from lamellate hairs (cf. amphigastria of Liverworts). The Lycopods, according to him, are also phylloid-bearing plants, with a dichotomous habit, but the spikelet of the Tmesipterids is here reduced to a single axillary sporangium. Neither group has any but a very remote connection with the Sphenophyllales, which Prof. Lignier derives from an ancient Fern-stock. The whole Fern-series (leading up to the

¹⁾ The ventral parenchymatous outgrowth which bears the sporangium in *Spencerites* might conceivably be the last relic of a ventral sporangiophore. The distal insertion of the sporangium, found in this genus, is very rare in Lycopods and unknown among the recent representatives of the class.

higher plants) is characterised by the production of true leaves (quite without homology with phylloids), derived from the thallus by the subordination of certain branches or branch-systems, which acquired dorsiventral organization and limited growth.

Thus a fundamental distinction is drawn between Tmesipterids and Lycopods on the one hand, and Ferns with all the rest of the Vasculares on the other. We may venture to express Prof. Lignier's arrangement in a tabular form, to compare with the provisional classification given on p. 147.

Lycopodineae	{	Tmesipterideae	
		Lycopodiales	
Filicineae	{	Filicales	Articulatae
		Sphenophyllales	
		Equisetales	
		Cycadofilices	Spermophyta.
		Gymnospermeae	

It would carry us too far to attempt any detailed criticism of Prof. Lignier's views, which are worked out with great ingenuity. I cannot accept the Tmesipterideae as a really primitive group, for they seem to bear too evident marks of reduction from a more complex type such as that of the Sphenophyllales. For reasons given above I am also inclined to attribute some affinity with Sphenophyllales to the Lycopods, though I admit that this is a much more doubtful point. On the other hand a relation between the Sphenophyllales and primitive Filicineae may be conceded as probable, even though all Prof. Lignier's arguments may not hold good.¹⁾ He has done valuable service in calling attention to this probable relation, and though the main divisions Lycopsidea and Pteropsida have been adopted here as convenient associations, I am inclined to extend the synthetic view of the Sphenophyllales so far as to admit that they retained some characters, such as the venation of the leaves, common to the Filicinean phylum.

¹⁾ The double leaf-trace, on which Prof. Lignier lays stress, does not exist, so far as I have found, in the most primitive known Ferns — the Botryopterideae, though it of course appears in some of the Cycadofilices which may have an affinity to them. See the following Section of this Article.

B. PTEROPSIDA.

V. Filicales.

There is no part of Fossil Botany in which there have been such revolutionary changes within a very short period as in the question of the position of Palaeozoic Ferns. Till within the last three years the Ferns were universally regarded as forming one of the dominant classes of Palaeozoic plants — in fact, the most dominant of all — and this estimate of their importance will be found in all the Text-books. According to the computations of systematists the Ferns constituted almost exactly one half¹⁾ of the known Carboniferous flora. The position has now so completely changed, that Prof. Zeiller, than whom there is no higher authority, wrote, in August of last year, that the Ferns of the Palaeozoic period, though “they were probably not entirely absent, occupied an altogether subordinate rank”.²⁾

The ground for the radical change of view which Prof. Zeiller's words indicate, is, of course, to be found in the recognition of the Pteridosperms, a class of seed-bearing plants, to which, as it now appears, the great majority of the supposed Palaeozoic Ferns belonged. Prof. Zeiller further points out that the reduction in the number of true Ferns becomes more marked the earlier the period to which we go back: the Westphalian Flora is already less rich in true Ferns than the Stephanian, and one may almost raise the question whether, in the epochs of the Culm and the Devonian, Ferns really existed (l. c. p. 726). These are very serious statements, but the learned palaeontologist of the École des Mines is not alone in the view he takes of the position. Mr. Kidston, writing a few months later³⁾ finds no evidence of “true Ferns” below the Middle Coal-Measures⁴⁾, and comes to the conclusion that the Cycadofilices (Pteridosperms) “long antedated the advent of true Ferns”. It may be pointed out, however, that under the name “true Ferns” Mr. Kidston

¹⁾ 250 out of 500 species according to Brongniart, *Tableau des Genres de Végétaux fossiles*, 1849; 160 out of 330, according to a more recent enumeration by Kidston, confined to the British Carboniferous Flora — *Divisions of British Carboniferous Rocks*, Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh, XII (1893—4).

²⁾ Zeiller, *Une Nouvelle Classe de Gymnospermes: les Ptéridospermes*, Rev. Générale des Sciences. 16^{me} Année, Aug. 30, 1905.

³⁾ On the Microsporangia of the Pteridosperms. Abstract. Proc. Royal Soc. B., Vol. 77, p. 161 (Jan. 6, 1906).

⁴⁾ “Westphalian” of Mr. Kidston, who uses this term in a narrower sense than Prof. Zeiller, with whom it includes the Lower Coal-Measures also.

does not include the Botryopterideae, which, as he himself recognizes, are certainly represented in Lower Carboniferous rocks. This family, in fact, has come to occupy an important position, for in the present state of our knowledge it represents the best-attested group of Palaeozoic Ferns, as will be shown below. Almost all the well-known and striking genera of Fern-like fronds have now come under suspicion, and cannot be accepted as affording in themselves any evidence for the existence of Ferns, as distinguished from Fern-like Spermatophyta. The presence of seeds has been actually demonstrated in members of the genera *Sphenopteris*, *Neuropteris*, *Ancimites* and *Pecopteris*; the evidence is almost equally convincing in the case of *Alethopteris*; in numerous other genera, such as *Eremopteris*, *Odontopteris*, *Linopteris* and *Lonchopteris*, all the indications are in favour of seeds having been borne, though at present there may not be much beyond association to guide us. It is highly probable that some of these form-genera are purely artificial associations, which include Ferns as well as Fern-like Seed-plants; in *Pecopteris* especially, while one species, *P. Pluckeneti*, undoubtedly bore seeds, as Grand'Eury has shown, many others show the well-known fructifications commonly regarded as those of Marattiaceous Ferns. Even in the latter cases, however, the question is not free from difficulty, for recent work has proved that some of the supposed Marattiaceous fructification were in reality the microsporangia of Pteridosperms (Kidston, 1905).

At the present moment it has thus become extremely difficult to know what plants should be included under Palaeozoic Ferns. The course I propose to take here is first to discuss the family Botryopterideae, which on present evidence appear to have been representatives of a comparatively simple type of Filicineae, of great antiquity. Whether we call them "true Ferns" or not is immaterial; they certainly do not belong to any of the existing families, though they show relations to them in various directions. Next, a few outlying forms will be referred to, which we may group, if we like, side by side with the Botryopterideae, under the wider designation Primofilices, recently proposed by Mr. Arber.¹⁾ Finally, the evidence for the existence of Marattiaceae in Palaeozoic times will be considered.

Botryopterideae.

The family was first founded by Renault, to whom our knowledge of the group is primarily due. In the type genus, *Botryopteris*, at least two British species are now included, in addition to *B. forensis*

¹⁾ E. A. Newell Arber, The Past History of the Ferns. Ann. of Bot., July, 1906.

described by Renault. The stem (probably a rhizome) has a remarkably simple structure, the stele consisting of a solid strand of tracheides surrounded by phloem (Fig. 12). The relatively large petioles, borne in a spiral order on the stem, contain a single bundle, with a characteristic ω -like transverse section, the structure being somewhat more complex in *B. forensis* than in the smaller forms *B. hirsuta* and *B. ramosa*. In the case of the French specimens there is evidence as to the form of the compound leaves and their circinate vernation. The stem also bore numerous diarch adventitious roots, an indication of its rhizome-nature.

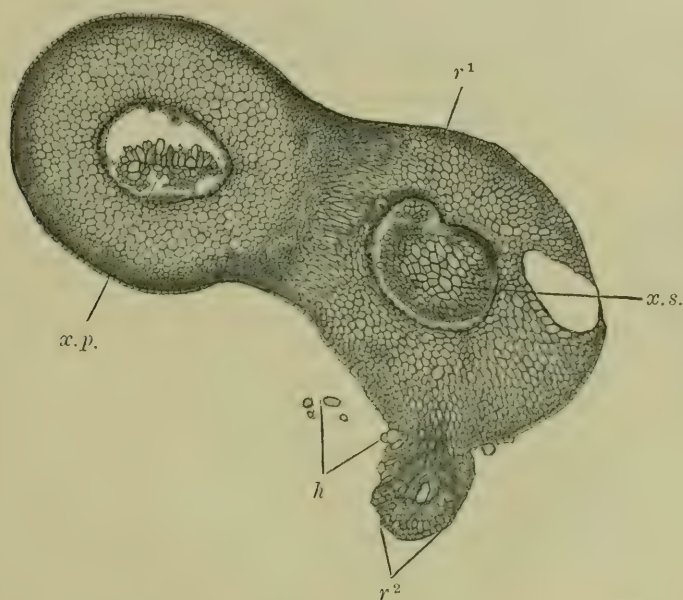


Fig. 12. *Botryopteris hirsuta*. Transverse section of stem, giving off a petiole and roots. *x.s.*, xylem of stem; *x.p.*, xylem of petiole; *r¹*, *r²*, adventitious roots; *h*, hairs. $\times 15$.

In all respects the characters of the vegetative organs were those of a simple type of Fern, comparable, as Renault at once recognized, to the recent Hymenophyllaceae. The fructifications, discovered by the same observer in *B. forensis*, confirmed the Filicinean affinities of the genus, but at the same time showed it to be very different from any Fern now living. The sporangia, densely grouped in tufts on the naked rachis of a modified frond, are of large size (1.5—2 mm in length) and are characterized by the broad annulus, forming a longitudinal band many cells in width, running the whole length of the sporangium on one side. No very close analogy for this structure is to be found among recent Ferns, though the areola

of the Osmundaceous sporangium may be regarded as a shortened multiseriate annulus. Small, almost spherical sporangia, with a multiseriate annulus, are constantly found associated with the British species of *Botryopteris*; there is evidence that they were borne in tufts, as in the much larger fructifications of the French species.

The genus *Grammatopteris*, shortly described by Renault in 1896, appears to have been even simpler in vegetative structure than *Botryopteris*; on the other hand we have in *Zygopteris*, of which several Carboniferous and Permian species are more or less completely known, a much more advanced type. The stele, has in some species a stellate contour, the prominences corresponding to the insertion of the leaf-traces; the wood is of complex structure, the larger elements forming a broad external zone, while the interior is occupied by a system of smaller tracheides intermingled with parenchyma. In this respect

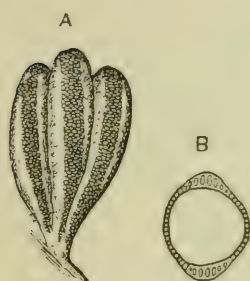


Fig. 13. *Zygopteris pinnata*. A Group of sporangia in surface view. $\times 10$. B Sporangium in transverse section, enlarged. After Renault.

there is a striking agreement with the structure of some Hymenophyllaceae (e. g. *Trichomanes radicans* and *T. reniforme*) an agreement which is much emphasized by the fact that in several species of *Zygopteris* (*Z. scandens*, *Z. Grayi*, and *Z. Brongniarti*) the branching was axillary, exactly as in the recent family.¹) In *Zygopteris corrugata* (*Rachiopteris corrugata* of Williamson), however, the branching was more of the nature of a dichotomy. The well-known double-anchor form of the petiolar bundle is characteristic of the genus. It is rare to find any traces of the lamina in petrified specimens, but a large bipinnate frond with flabelliform leaflets has been referred on good grounds, to the genus, under the

name of *Zygopteris pinnata* (Grand'Eury). Scale-leaves, of simple structure, were observed by Stenzel and Renault in *Z. scandens* and *Z. Brongniarti*, and I have recently found them in the British species *Z. Grayi* and *Z. corrugata*.²) They occur on the leaf-bases, as well as on the stem, and may perhaps be compared to the *Aphlebiae* of other Fern-like plants of Palaeozoic age. The fructifications were discovered by Renault (1876); the sporangia, which are even larger than those of *Botryopteris forensis*, are borne as in that plant on a special fertile frond; they are characterized by the fact that the broad, multiseriate annulus is present on both sides of the pyriform

¹) See Boodle. Comp. Anat. of Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. I. Anat. of Hymenophyllaceae. Ann. of Bot., Vol. XIV, 1900, p. 487.

²) The doubts expressed on p. 284 of my "Studies in Fossil Botany" are thus removed.

sporangium. The form of the fertile frond is well shown in a specimen of *Zygopteris pinnata* from Commeny; the leaflets of the vegetative form are here undeveloped, and their place is taken by tufts of sporangia (Fig. 13). The indications of heterosporous, which Renault believed he had detected both in *Botryopteris* and *Zygopteris*, have not proved to hold good.

The genus *Corynepteris* of Baily appears, on present evidence, to be referable to the Botryopterideae; the specimens at present known are preserved as impressions, and thus exhibit the external form, which is otherwise only known in the case of *Zygopteris pinnata*. Several species have been described from the Coal-Measures, some with a Pecopteroid, others with a Sphenopteroid habit. The fructifications, which are borne on the ordinary fronds, consists of sporangia grouped in circular sori, recalling the synangia of certain Marattiaceae, but each sporangium has a multiseriate annulus closely resembling that of *Zygopteris*. In this connection it may be pointed out that the genus *Diplolabis* of Renault, from the Lower and Upper Carboniferous of France, which in the structure of the petiole has something in common with *Zygopteris*, appears to have had a synangic form of fructification, though in this case the sporangia are without an evident annulus (Renault, 1896, p. 11).

Other genera which may be referred to the Botryopterideae are: *Anachoropteris* (Carboniferous and Permian) with a stem-structure almost identical with that of *Zygopteris* but differing in the structure of the petiolar bundle, which forms a strongly incurved arc, concave towards the stem; *Asterochlaena* (ranging from Upper Devonian to Permian) with a deeply lobed stele, exaggerating the stellate form found in *Anachoropteris* and *Zygopteris*, and lanceolate petiolar bundles, which may be concave or convex towards the stem, according to the species; *Tubicaulis*, with a simple solid stele¹), comparable to that of *Botryopteris*, and arc-shaped petiolar bundles, convex towards the stem. A new species of this genus, *T. Sutcliffii*, Stopes, from the Lower Coal-Measures of Lancashire, has just been described by Miss Stopes²); the only species previously known was of Permian age.

The new genus, *Botrychioxylon*, not yet fully described³), may be mentioned, on account of its interesting anatomical structure. The specimens in this case also are from the Lower Coal-Measures of

¹) I once thought that the *Rachiopteris corrugata* of Williamson, which I now have good grounds for referring to *Zygopteris*, might be a *Tubicaulis* (Scott, 1900, p. 296). The solid wood of the latter genus, a character not clearly recognized at the time, is alone sufficient to exclude the species in question.

²) A new Fern from the Coal-Measures: *Tubicaulis Sutcliffii*, spec. nov. Mem. and Proc. Manchester Lit. & Phil. Soc., Vol. 50, Pt. III, June 29, 1906.

³) Shortly referred to in Journal of R. Microscopical Society, August 1906.

Lancashire. The branched rhizome is traversed by an almost cylindrical stele, the wood of which consists of two parts: the centre is occupied, as in *Zygopteris*, by small tracheides scattered among parenchyma, while the main part of the wood forms a broad surrounding zone of much larger elements. The point of interest is that the outer zone has its elements radially arranged, constituting, to all appearance, a secondary tissue, just as is the case in *Botrychium* among recent Ferns. Otherwise the fossil bears considerable resemblance to *Zygopteris corrugata*; anatomically *Botrychioxylon* shows a relation to *Zygopteris*, like that of *Botrychium* to *Ophioglossum*, and it is on this ground that the name of the fossil genus has been selected. I hope to describe this curious stem, which presents some difficulties of interpretation, on another occasion; in the mean time it may be worth recording here as the only case as yet noticed among plants of the Botryopteridian type, in which there is evidence of secondary growth.

In the present state of our knowledge, it is clearly impossible to give a strict definition of the family Botryopterideae, or to fix its limits with certainty. A wider knowledge of the reproductive organs is especially needed before this can be undertaken. Renault, who first established the family, traced a relationship to the Hymenophyllaceae, Osmundaceae and Ophioglossaceae; he was subsequently led by the supposed evidence of heterospory to assume an affinity with Salviniaceae, a view which no longer appears tenable. In 1900¹⁾ I pointed out, in agreement with Renault, that on the characters of the sporophylls and sporangia the nearest comparison appeared to lie with the Osmundaceae and Ophioglossaceae, while the anatomy and mode of branching of *Zygopteris* showed the closest analogies with Hymenophyllaceae. I regarded the group as a synthetic one, not improbably representing the stock from which some at least of the families of recent Ferns were derived (p. 299). A similar view has more recently been expressed by Mr. Kidston who says: "In regard to the true Ferns it seems probable that they may have been derived from the Botryopterideae."²⁾ Mr. Arber regards the Botryopterideae as but one important family of the ancient race of Ferns to which he gives the general name of Primofilices, and considers it more than probable that this race gave rise to the Leptosporangiateae (Arber, 1906, p. 221). In another passage he says (l. c. p. 227). "It may be that in Palaeozoic times the Fern line of descent had not yet become clearly differentiated into Eusporangiate and Leptosporangiate," and adds, "Possibly the origin of the Eusporangiateae is to be also sought for in

¹⁾ Studies in Fossil Botany, p. 297.

²⁾ Kidston, Microsporangia of Pteridosperms, abstract, p. 162, 1906.

³⁾ On the Past History of the Ferns, Ann. of Bot., Vol. XX, July, 1906.

the group which I have termed the Primofilices, of which the Botryopterideae are the best-known family at present." Prof. Lignier, in 1903, laid great stress on the existence, in early Palaeozoic times, of an ancient group of Ferns, of which the Botryopterideae were among the derivatives, retaining some of the primitive characters. There is thus a considerable consensus of opinion as to the important position of this family in relation to the evolution of Ferns. Mr. Arber has done good service in pointing out that the particular group which we call Botryopteridae is only to be regarded as one family of a race presumably far more extensive.

Miss Stopes, in her interesting paper, just published, on *Tubicaulis Sutcliffii*, raises the question "whether the Botryopterideae are really members of the Primofilices in the true sense of the word." Her reason for doubting the primitive nature of the family is the fact that they often possess tracheides with multiserial bordered pits, a very constant character of Pteridosperms and the earlier Gymnosperms. In the Botryopterideae they appear to have been less constant; Renault, for example, found tracheides of this kind in *Zygopteris Lacattii* (petiole) while in the closely allied *Z. bibractensis* only scalariform tracheides were present. Pitted tracheides of the Gymnospermous type occur, as Miss Stopes herself points out, in the Ophioglossaceae; their presence in Botryopterideae seems to me just what we should expect in an early synthetic group, with affinities in various directions. The relation of this family, or rather of the Primofilices in general, to the Pteridosperms is an important question to which we shall return below.

Other Primofilices.

I may now shortly refer to one or two forms, showing fructification, the relation of which to Botryopterideae is uncertain, while we may safely assign them provisionally to the wider group which Mr. Arber names Primofilices. Petrified sporangia, apparently of Ferns, are fairly common in the calcareous nodules of the English Lower Coal-Measures, and also in the calcified material from the Lower Carboniferous of Burntisland in Scotland. I have recently paid considerable attention to these fossils and have been able to distinguish several well-marked types. Some of these can be referred with certainty or probability to known plants, namely *Stauropteris oldhamia*, *Botryopteris* and *Zygopteris*. In other cases no such attribution is as yet possible. It is convenient to have a name for these unassigned Fern-sporangia, and I propose to use the generic designation *Pteridotheca*, to include petrified sporangia, of Palaeozoic age, possessing an annulus or other characters indicating Filicinean affinity.

Two fructifications, which will now fall under *Pteridotheca*, are figured in my *Studies in Fossil Botany*, Figs. 94 and 95. The latter represents a form of frequent occurrence, often exquisitely preserved, which I propose to name *Pteridotheca Williamsoni*, as it was first detected, though not described, by the late Prof. W. C. Williamson. The sporangia are borne in sori on the segments of a much-divided leaf, apparently of *Sphenopteroid* form. The pinnules are much incurved and the sporangia are inserted on their margins.¹⁾ The fertile lamina is well-developed, and appears not to have undergone reduction. The sporangia are sessile, with a multicellular base, and ellipsoidal or nearly spherical in form, though their sides are often flattened by

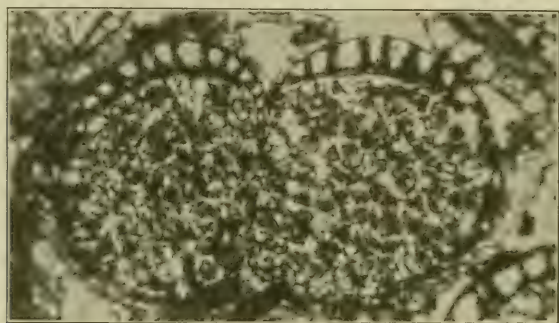


Fig. 14. *Pteridotheca Williamsoni*. Two sporangia, to show the annuli. From a photograph by Mr. Boodle. $\times$ about 70.

mutual pressure. The wall, as preserved, is usually one cell thick and is provided with a conspicuous annulus, extending partly round the sporangium, and, when cut lengthways, strongly recalling the familiar Polypodiaceous annulus (Fig. 14). Transverse sections, however, show that the annulus is really two cells in width. The spores, often well preserved, are numerous, and of one kind only, so far as observed. There is clearly a strong presumption that *Pteridotheca Williamsoni* was the fructification of a Fern. There is nothing to connect it specially with the Botryopterideae, beyond the fact that the annulus is more than one cell wide. This was perhaps a general character of the annulate Fern-sporangia of Palaeozoic age; at least no clear case of a uniseriate annulus has yet been demonstrated. Though the pinnules are often beautifully preserved, we have no further evidence as to the structure of the plant.

¹⁾ Further investigation has convinced me that the body marked *r* in the figure cited ("Studies", Fig. 95) is not a receptacle, but merely part of the incurved pinnule.

It is obviously difficult to obtain conclusive proof that a given fructification represents the sporangia of a Fern, and not the microsporangia of a Pteridosperm. Our information as to the latter class of organs is still so imperfect that we cannot tell how Fern-like they may sometimes have been. In the Botryopterideae and in such fructifications as *Pteridotheca Williamsoni*, the presumption, however, is all on the Fern-side.

In two cases a remarkably fortunate accident of preservation has provided us with more decisive evidence. In 1904 I described an instance of "Germinating Spores in a fossil Fern-sporangium" (Scott, 1904). The sporangium is a detached one and there was at the time nothing to indicate the plant to which it belonged. The sporangial wall is several cells thick; there is no definite annulus, though the cells of the external layer are larger on one side of the sporangium than elsewhere. The spores were evidently germinating actively when fossilization took place, germination going on within the sporangium, as not infrequently happens, under exceptional conditions, in recent Ferns. Various stages are shown; in some a long rhizoid has been protruded, in others the first cells of the prothallus are formed, in others, again, both prothallus and rhizoid are present. The stages are exactly similar to those seen in the germination of the spores of recent homosporous Ferns.

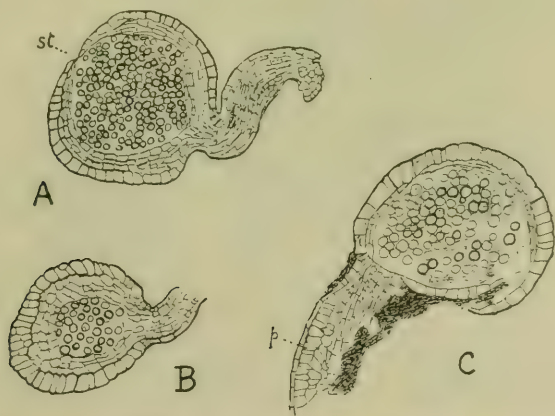


Fig. 15. *Stauropteris oldhamia*. Three sporangia, attached to ultimate branches of the rachis. In A, the stomium, *st* is shown. B is cut tangentially. In C, *p* is palisade-tissue of the rachis. $\times$ about 35.

A year later I was able to describe the sporangia of *Stauropteris oldhamia* (Scott, 1905) which are found attached terminally on the fine branches of the rachis (Fig. 15). This fossil is well known from Williamson's description (Williamson, 1874); it consists of a

much-branched petiole and rachis, often perfectly preserved; in the larger parts the xylem has a characteristic cruciate transverse section, and bears some resemblance anatomically to Botryopteridian petioles; the tracheides are scalariform. As no leaflets have been found, the branches of the rachis terminating in the crowded stalks on which the sporangia were borne, it appears that the fossil, as commonly occurring, represents the fertile frond only. The wall of the sporangium is many cells in thickness; there is no annulus, but a well-marked stomium is present. The existence of germinating spores has been suspected for some time, and quite recently clear proof of this has

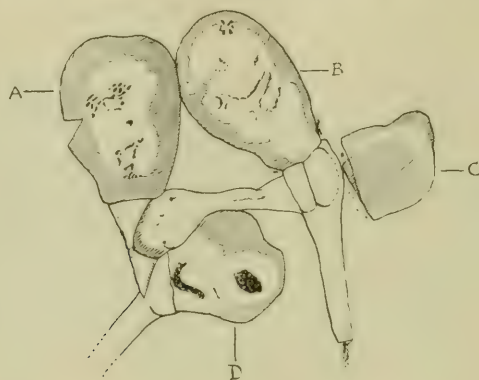


Fig. 16. *Stauropteris oldhamia*. Four germinating spores, from the interior of a sporangium. $\times 335$.

been obtained. In one sporangium the stages of germination are quite as clear as in the original, unassigned, specimen, and present the same phenomena, agreeing with those observed in recent Fern-spores when germinating (Fig. 16). Thus we now have good evidence that *Stauropteris oldhamia*, at any rate, was a true Fern. The sporangium in which germination was first observed, though larger than that of *Stauropteris oldhamia*, is otherwise very similar, and it is probable that this, too, may be referable to a species of *Stauropteris*.

The probability is in favour of an affinity between the genus *Stauropteris* and the Botryopterideae, though the sporangial characters scarcely admit of a definite reference to that family. The discovery of the germinating spores, in the cases just described, much strengthens the conclusion that the Botryopterideae and allied Palaeozoic plants were really members of an ancient race of Ferns.

Palaeozoic Marattiaceae.

No conclusion in Palaeobotany has met with more general acceptance than that of the prevalence of Marattiaceous Ferns in the

Carboniferous Flora. The evidence is well known, and needs only the briefest recapitulation here. A number of fructifications, such as *Ptychocarpus*, *Scolecopteris*, *Asterotheca*, *Hawlea*, etc. (see Fig. 17) agreeing closely with the syngonia of recent Marattiaceae, have been found *in situ* on fronds of the *Pecopteris* type. In some cases the minute structure of the fructifications can be studied in petrified specimens,

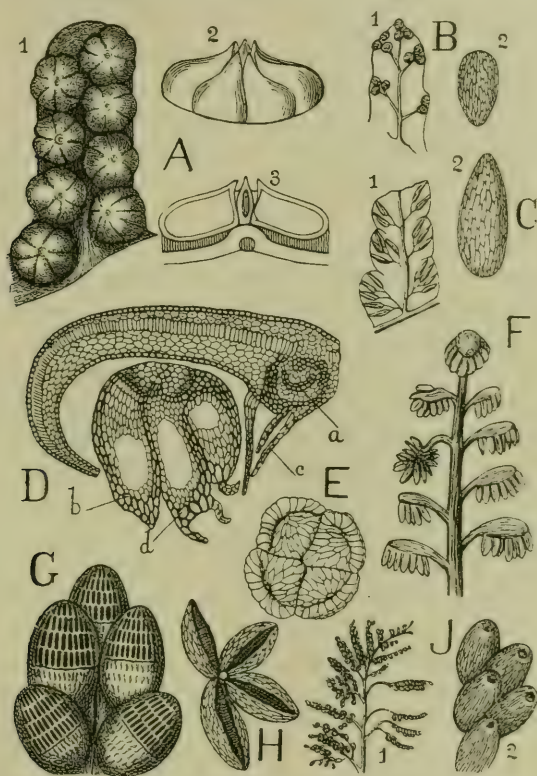


Fig. 17. Group of Fructifications of Ferns or Pteridosperms. A, 1, 2, 3, *Asterotheca* (Marattiaceous?). B, 1, 2, *Renaultia* (affinities doubtful). C, 1, 2, *Dactylothea* (doubtful). D, *Sturiella*, in section; a, bundle; b, d, annulus; c, hairs (cf. *Corynepteris*). E, *Oligocarpia* (cf. *Gleicheniaceae*). F, *Crossotheca* (♂ fructification of *Lyginodendreae*). G, *Senftenbergia* (cf. *Schizaeaceae*). H, *Hawlea* (Marattiaceous?). J, 1, 2, *Urnatopteris* (affinities doubtful). After various authors.

and entirely confirms the inference drawn from external characters. It would be difficult, in fact, to find clearer evidence of affinity between a recent and a fossil group of plants than is afforded by these syngonia. But this is not all: a number of petrified stems, constituting the genus *Psaronius*, are known, in which the anatomy has been fully investigated, and proves to agree more nearly with the structure of Marattiaceae than with that of any other group of

plants. The anatomical agreement holds good in spite of a considerable difference in habit, the fossil stems (known as *Caulopteris*, *Megaphyton* etc. when preserved as casts) having attained arboreal stature. Quite recently the structure of the *Psaronii* has been re-investigated by Rudolf, with special reference to their relation to Marattiaceae, and the result of his researches has been to further confirm their affinity (Rudolf, 1905). From the evidence of comparative structure and association it appears certain that the *Psaronius* stems bore the foliage of *Pecopteris*, of the same nature as the leaves on which the various synangic fructifications above mentioned have been found. Thus we have to do with a group of plants showing affinity with Marattiaceae, alike in their anatomical structure and in the characters of their reproductive organs. The conclusion appears to be unassailable, and yet some doubt of its validity has recently been expressed. Mr. Arber, in his newly published paper „On the Past History of of Ferns” discusses the question and concludes “One fact, however, stands out very clear. The evidence, formerly regarded as beyond suspicion, that the Eusporangiate Ferns formed a dominant feature of the vegetation of the Palaeozoic period has been undermined, more especially by the remarkable discovery of the male organs of *Lyginodendron* by Mr. Kidston. At the best we can only now regard them as a subsidiary group in that epoch of the past history of the Vegetable Kingdom” (l. c. p. 227).

Mr. Kidston's discovery, here referred to, proves that a typical *Crossotheca* was borne on the fronds of *Sphenopteris Hönninghausi*, which are shown, beyond any doubt, to have belonged, as has been believed for some time, to the Pteridosperm, *Lyginodendron Oldhamium*. Hence this fructification, which would previously have been classed as Marattiaceous, is now shown to have constituted the pollen-bearing apparatus of a Spermatophyte. The *Crossothecas* generally (cf. Fig. 17, F) will no doubt prove to have been of the same nature, and this will involve some species of *Pecopteris* (*P. exigua* and *P. pinnatifida*) which, according to Zeiller, should be included under *Crossotheca*. In this way doubt is cast on a certain number of the supposed Marattiaceous fructifications, and we cannot, in the present state of our knowledge, feel sure where the encroachments of the Pteridosperms will stop, especially when we remember Grand'Eury's discovery of the seeds of *Pecopteris Pluckeneli*. Considering the anatomical evidence, however, it seems impossible to doubt that Palaeozoic Marattiaceae actually existed, for the *Psaronius* type of stem is altogether Fern-like in structure, and presents none of those anatomical features by which the Cycadofilices were recognized, long before the evidence of fructification led to the foundation of the class Pteridospermeae. For the present, therefore, we must continue to accept the existence of a

certain number of Marattiaceous Ferns, especially in the later Carboniferous and Permian periods, though we may not always be able to distinguish their fructifications from the pollen-bearing organs of Fern-like seed-plants. Whether this surprising similarity is merely a case of "parallelism of development" as Mr. Arber suggests, or is indicative of affinity, must be left an open question. A direct affinity seems improbable, but it must be remembered that in *Corynepteris* we appear to have the sporangia of Botryopterideae grouped in synangia like those of Marattiaceae, and it is possible that in *Sturiella* (Fig. 17, D) we may have another case of the same kind. It is therefore a not improbable conjecture that Marattiaceae and Pteridospermeae may owe their synangic fructifications to common descent from a primitive group of Filicales in which the character had already appeared.

From what has been said above, it will be evident that our knowledge of Palaeozoic Ferns is now in a transitional and somewhat unsatisfactory condition. The old ideas of their predominance have gone, never, probably, to return. There is no longer any presumption that a Fern-like frond really belonged to a Fern; even where some of the reproductive characters seem to point the same way, the inference, as we see in the case of *Crossothea*, may be quite fallacious. We now have to seek laboriously for evidence, which formerly seemed to lie open to us on all hands. I believe, however, that such careful investigation will result in the resuscitation of the Palaeozoic Ferns as a considerable, though not as a dominant group. The petrified material, on which we now have chiefly to rely, indicates the presence of true Ferns¹), not only in the Upper but in the Lower Carboniferous, and if this is so there is no reason to doubt that they extended back as far as any Vascular Plants. Eventually we may hope to be able to recognize them in the form of impressions, though now it is only in rare cases that we can distinguish such specimens with certainty from the foliage of Fern-like Spermatophyta.

At present our knowledge of the Palaeozoic Ferns centres in the group Botryopterideae, the type-family of that ancient Filicinean stock, which has now come to be of supreme interest in the geological history of Vascular Plants.

¹) I use this phrase, not in the limited sense in which Mr. Kidston employs it, but to include all Cryptogamic Filicales as distinguished from Fern-like Seed-plants.

VI. Pteridospermeae.

In reviewing the attenuated ranks of the Palaeozoic Ferns, it has often been necessary to refer to the contemporary Fern-like Spermatophyta which have so largely displaced them. We have now to consider, as briefly as may be, the evidence we possess as to the nature and extent of the Pteridospermeae, and the justification of their existence as a distinct class of plants. I do not propose to trace historically the growth of our knowledge, which, though an interesting theme, would occupy us too long, but rather to attempt a concise statement of the present position of the question. I will begin with the *Lyginodendreae*, the type-member of which, *Lyginodendron oldhamium*, has now been investigated in all its parts.

Lyginodendreae.

The stem of *Lyginodendron oldhamium* (discovered by Binney in 1866, but first fully described by Williamson in 1873) presents a

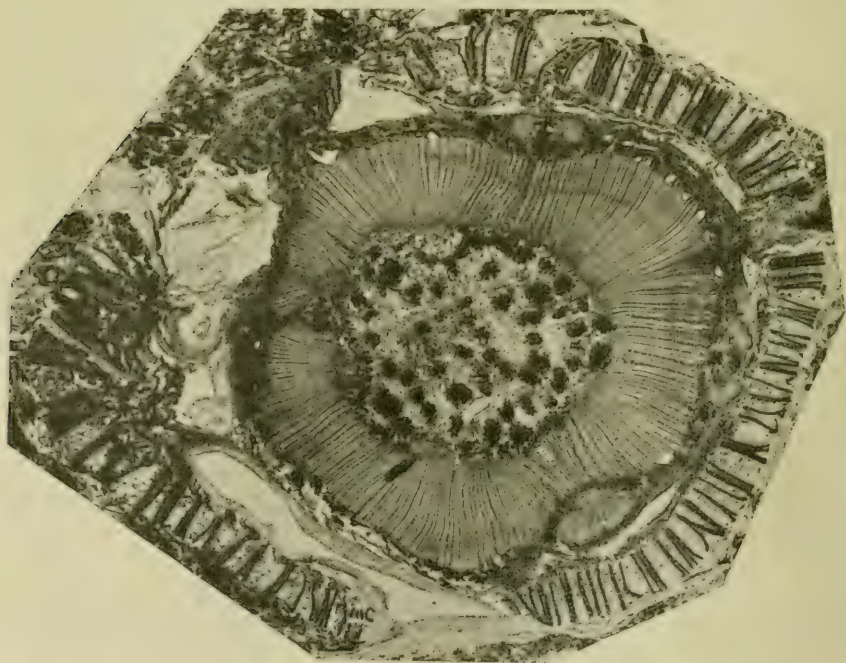


Fig. 18. *Lyginodendron oldhamium*. Trans. section of stem, showing pith, primary xylem-groups, secondary xylem, phloem, pericycle and cortex. The leaf-trace bundles are seen outside the wood. $\times$ about $2\frac{1}{2}$.

structure in which, at first sight, Cycadean characters appear to predominate (Fig. 18). There is a pith, of considerable size, surrounded by a zone of wood and bast, with a layer of cambium, sometimes perfectly preserved, between the two; the greater part of both wood and phloem shows a regular radial seriation of the elements, and is clearly of secondary origin, the structure resembling that of the corresponding tissues in a recent Cycad. Around the pith however, several distinct strands of primary wood are evident, a character not met with in the vegetative stem of Cycads.

The primary xylem-strands belong to the leaf-trace system of the plant; they pass out through the zone of secondary wood into the pericycle, which they traverse for some distance, here, of course, assuming the character of complete collateral bundles. During its

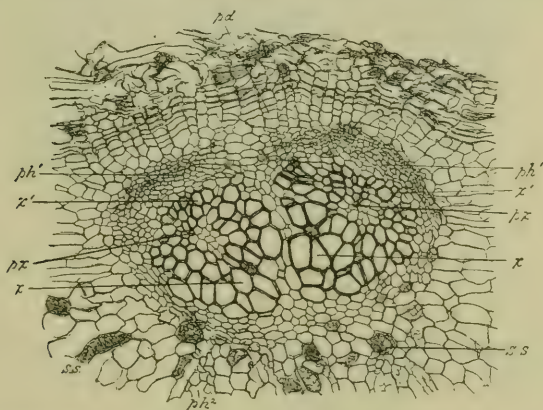


Fig. 19. *Lyginodendron oldhamium*. Double leaf-trace bundle and adjacent tissues. *x*, centripetal; *x'*, centrifugal xylem; *px*, protoxylem; *ph*, phloem of bundle; *ph'*, part of phloem of stele; *pd*, periderm; *ss*, secretory sacs. $\times$ about 40.

passage through the pericycle each leaf-trace divides into two. The leaf-trace bundles of *Lyginodendron* have precisely the structure of the foliar bundles of recent Cycads, for their xylem is of the mesarch type, the centripetal portion exceeding the centrifugal in amount (see the comparative figures 19 & 20). The occurrence of this structure in the stem of *Lyginodendron* suggested a search for mesarch bundles in axial organs of Cycadaceae, and they were found to occur in the peduncles of the cones of *Stangeria* and some other genera.¹) It may be pointed out that the tracheides of *Lyginodendron*, like those of almost all Pteridosperms investigated, are characterized by multiseriate bordered pits. Fig. 18 gives a general idea of the structure of the stem, which

¹) Scott, The Anatomical Characters presented by the Peduncle of Cycadaceae. Ann. of Bot., Vol. 11, 1897.

need not be described in further detail (see Williamson and Scott, 1895).

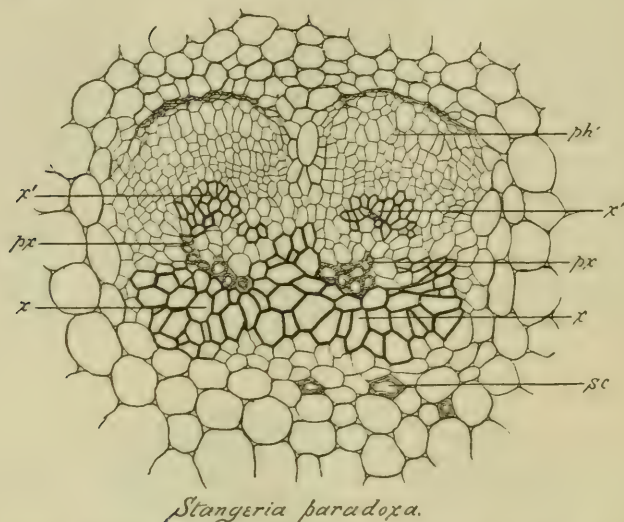


Fig. 20. Double bundle from the leaf-stalk of a recent Cycad, to compare with Fig. 19. *sc*, stone-cell. Other lettering as in Fig. 19. $\times 95$.

In its usual mature condition the structure is thus on the whole of a Cycadean type; in the fortunate cases, however, where a young stem, before secondary growth had begun, has come under observation, the resemblance to the stem of an Osmundaceous Fern is very striking.

When we come to the foliage we find that Fern-characters altogether predominate. The petioles have often been found in connection with the stem, on which they are usually arranged in a 2.5 phyllotaxis. The foliar bundles, on entering the petiole, become more or less fused, and assume a concentric structure, which they maintain throughout the rachis (see Fig. 21), becoming collateral again in the leaflets. The highly compound foliage has long been recognized as identical with that of *Sphenopteris Hönninghausi*, a fact which Mr. Kidston has recently demonstrated by a detailed comparison.¹⁾ The main rachis forked at some little distance from the base, a character which is shown in structural specimens as well as in impressions.

The branching of the stem, first demonstrated by Mr. Lomax in 1902²⁾, was very abundant in some specimens, and appears to have

¹⁾ Kidston. The Microsporangia of the Pteridosperms, Phil. Trans. Royal Soc., 1906.

²⁾ J. Lomax, Some new Features in Relation to *Lyginodendron Oldhamium* Ann. of Bot., Vol. 16, 1902.

been axillary. The adventitious roots, commonly found in connection with the stem, had when young a somewhat Marattiaceous character, but on undergoing secondary growth assumed the structure of the roots of Gymnosperms.

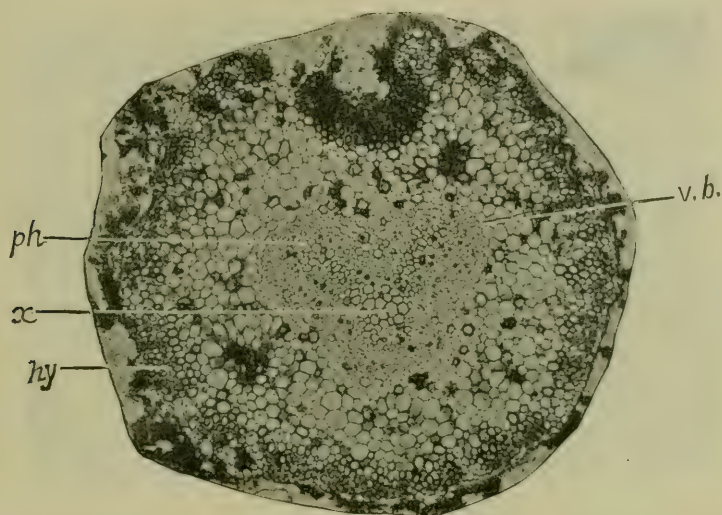


Fig. 21. *Lyginodendron oldhamium*. Transverse section of leaf-stalk. *x*, V-shaped xylem of bundle *v.b.*; *ph*, phloem, surrounding xylem; *hy*, hypodermis. $\times$ about 35.

Thus the vegetative organs of the plant, present a manifest combination of Filicean and Gymnospermous characters indicating affinities in both directions.¹⁾ The convenient name Cycadofilices, introduced by Potonié in 1897 for plants in this intermediate position, has been generally adopted.

Our knowledge of the vegetative structure of *Lyginodendron* was completed by the year 1902. (See the restoration of the plant in Fig. 22.) In the following year we obtained, for the first time, definite evidence as to the nature of its reproductive organs.

As Williamson first observed, both the stem and leaves of *Lyginodendron Oldhamium* are studded with multicellular outgrowths, like blunt spines. These outgrowths played an important part, years ago, in enabling Williamson to identify his "*Rachiopteris aspera*" as the petiole of *Lyginodendron*. In certain cases the outgrowths assume the character of capitate glands, which in some forms of the plant are very abundant on stem and foliage. Both the head and stalk of the gland are multicellular, but sometimes the glandular tissue has broken down, leaving the cavity of the head empty (Fig. 26). It was by means

¹⁾ Williamson, 1887, p. 299, Williamson and Scott, 1895, p. 769

of the glands that my friend Prof. F. W. Oliver first identified the seed of *Lyginodendron*.¹⁾

The seed named by Williamson (in MS.) *Lagenostoma Lomaxi* (Fig. 23) is enclosed in an outer envelope or cupule, which bears



Fig. 23. *Lagenostoma Lomaxi*, the seed of *Lyginodendron oldhamium*, in longitudinal section, enclosed in the loose cupule, bearing capitate glands. $\times$ about 15.

numerous capitate glands identical in structure and form with those on the vegetative organs of *Lyginodendron oldhamium*, with which it is constantly associated (compare Figs. 25 & 26). No other fossil plant is known with any similar appendages, and the evidence of the glands alone would be amply sufficient to justify the attribution, considering the close association of the vegetative and reproductive organs in question. Further anatomical evidence is supplied by their internal anatomy. The vascular bundle of the pedicel bearing the seed has the same structure as that of a small rachis of *Lyginodendron*, while the smaller bundles which traverse the cupule agree with those in the lamina of the vegetative leaflets.

The cupule of the seed of *Lyginodendron* was a deeply-lobed envelope, which we have compared to the husk of a hazel-nut (see Figs. 23 & 24). It overtopped the seed, and enclosed it in the young condition. The pedicel bearing the seed is traversed by a concentric vascular bundle, which, before entering the chalaza, gives off numerous branches into the cupule.

¹⁾ Oliver and Scott, On *Lagenostoma Lomaxi*, the Seed of *Lyginodendron*, Proc. Royal Soc., Vol. 71, 1903. On the Structure of the Palaeozoic Seed *Lagenostoma Lomaxi*, Phil. Trans. Royal Soc. (B), Vol. 197, 1904.



Fig. 22. *Lyginodendron oldhamianum*. Restoration, showing stem, adventitious roots and foliage. In the upper part of the figure the fertile, cupule-bearing fronds are shown.



Fig. 24. Restoration of the seed of *Lygonodendron*, from a model by Mr. H. E. Smedley. The seed is surrounded by the open cupule, studded with capitate glands.



Fig. 25. Capitate gland on the cupule of *Lagenostoma Lomaxi*.
× 70.



Fig. 26. Capitate gland on the petiole of *Lyginodendron oldhamii* to compare with Fig. 25.
× 70.

The seed itself is orthotropous and generally of Cycadean organization; it shows complete radial symmetry. It possesses a single integument, adherent to the nucellus except in the apical region. The

single chalazal bundle breaks up into about nine strands, which traverse the inner layers of the integument. The upper, free part of the latter, has a complex, chambered structure; there are usually nine chambers (forming the "canopy" of Williamson) each of which receives one of the integumental bundles. The outer layer of the integument has a columnar structure. The free apex of the nucellus is prolonged upwards through the micropyle, protruding somewhat beyond it, as an

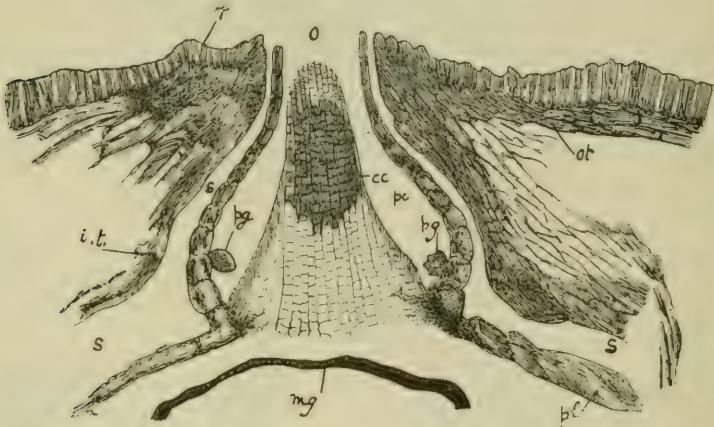


Fig. 27. *Lagynostoma Lomaxi*. Apex of seed in median longitudinal section through micropyle. *ot*, outer part of testa; *t*, palisade layer; *i.t.*, inner part of testa; *s*, cavity between testa and nucellus; *o*, orifice of pollen-chamber; *pc*, *cc*, central column; *pg*, pollen-grains; *pl*, nucellus; *mg*, megaspore. $\times$ about 50. After Oliver.

open tube (Fig. 27). As in recent *Cycads* and in *Ginkgo* the apex of the nucellus contains the pollen-chamber¹⁾, which here has a peculiar form, for the middle of the chamber is occupied by a solid column of tissue, reducing the actual cavity to an annular channel in which the pollen-grains are found (see Figs. 23 & 27, and the diagrams in Figs. 28 & 29). Within the body of the nucellus is the membrane of the megaspore or embryo-sac. The seed was thus of complex organization and shows that *Lyginodendron*, in spite of its surviving Fern-like characters, had definitely attained the rank of a typical Spermatophyte.

The structure of the pedicel indicates that the seed was borne on a foliar organ. The evidence of other species leaves no doubt that the sporophylls were modified fronds or pinnae of compound form, chiefly differing from the sterile foliage in the suppression of the laminae of the leaflets.

¹⁾ First discovered in *Cycads* by W. Griffith, *Icones Plant. Asiat.*, Part 4, Pl. 377 & 378, 1852. *Notulae ad Plant. Asiat.*, pp. 6—8, 1854. Both these works were published posthumously, and Griffith's discovery was made many years earlier.

Stur long ago (1877) described a form of fructification, under the name *Calymmatotheca Stangeri*, belonging to a *Sphenopteris*, of Lower Carboniferous age, closely allied to *S. Höninghausi* (= *Lyginodendron oldhamium*). An investigation of the original specimens (see Fig. 30)

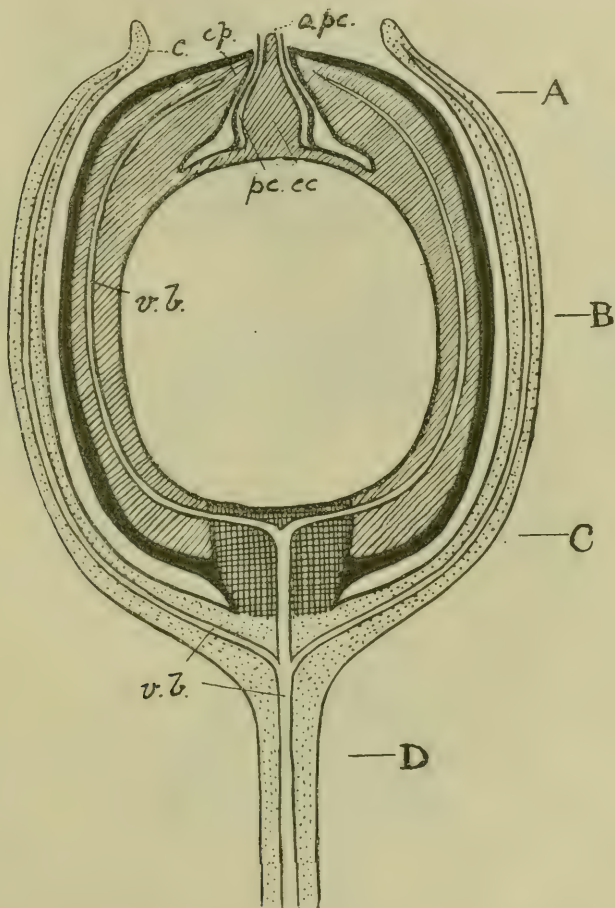


Fig. 28. Diagram of the seed of *Lyginodendron* in median longitudinal section. *c*, cupule; *v.b.*, vascular bundles of pedicel, cupule, and integument; *cp.*, canopy, forming upper part of integument; *pc*, annular pollen-chamber; *cc*, central column of pollen-chamber; *a.p.c.*, aperture of pollen-chamber. A, B, C, D, planes of the transverse sections in Fig. 29. After Oliver.

has convinced me both of the correctness of the attribution and of the accuracy of Stur's description of the fructification. The stellate bodies borne on the naked, branched rachis, are undoubtedly lobed indusia or cupules, as Stur believed, and not groups of sporangia as others have maintained. There is little doubt that they are of the

same nature as the cupules of *Lyginodendron oldhamium*, but in Stur's specimen the seeds had been shed—perhaps prematurely.

Mr. Arber has recently described a seed, *Lagenostoma Sinclairi*, Kidston, evidently allied to the seed of *Lyginodendron*, and like

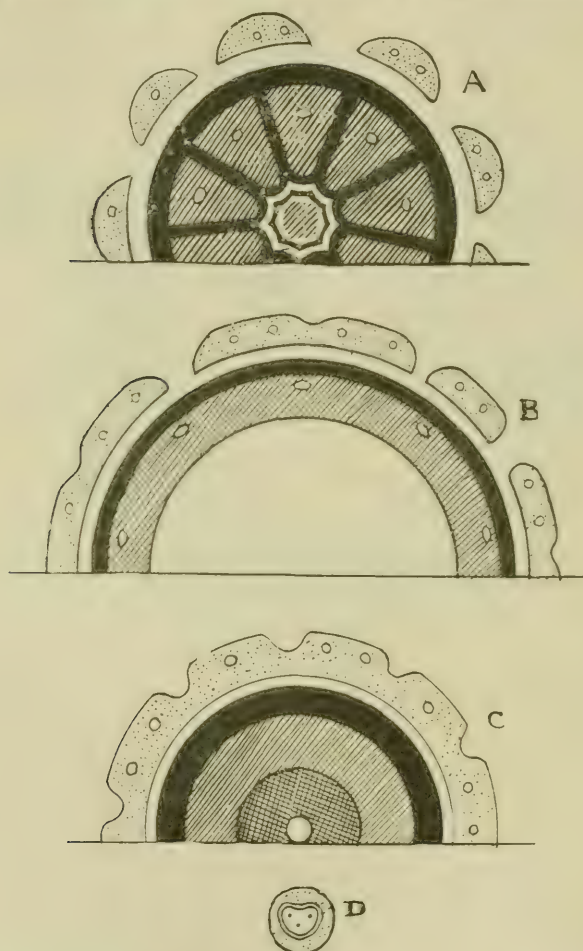


Fig. 29. Diagrammatic transverse sections of the seed of *Lyginodendron*; their position is indicated in Fig. 28. A (micropyle) shows pollen-chamber, canopy, and free lobes of cupule. B (body of seed) shows integument with bundles, and cupule breaking up into lobes. C (chalaza) shows central supply-bundle, chalazal tissue, base of integument and continuous, furrowed cupule. D, section of pedicel, resembling the rachis. After Oliver.

the latter, invested in a cupule (see Figs. 31 & 32). Here again, the cupulate seeds are borne on a branched rachis (Arber, 1905).

Lastly, M. Grand'Eury has observed six-lobed cupules, in some cases still containing the seeds, situated at the extremity of long,

slender pedicels, identical with the ultimate ramifications of the rachis of the associated *Sphenopteris Dubuissonis*, another ally of *Lyginodendron*.¹⁾



Fig. 30. *Calymmatotheca Stangeri*. Rachis of the fertile frond, bearing immertus deeply lobed cupules. Drawn by Miss Woodward from Stur's original specimen. Slightly enlarged.

We are thus in possession of fairly full data as to the female fructification of the *Lyginodendron* type, both as regards the structure

¹⁾ Grand'Eury: Sur les graines de *Sphenopteris*, etc. Comptes Rendus, t. CXLI, p. 812 (Nov. 1905).

of the seeds, and the way in which they were borne, on the rachis of somewhat reduced fertile fronds.

The structure of other seeds of the *Lagenostoma* group has been investigated, but there is not yet any conclusive evidence as to their attribution, though there can be no doubt of their relation to *Lyginodendreae*.

Mr. Kidston's important discovery of the male organs of *Lyginodendron oldhamium*¹⁾, completing our knowledge of the plant, has been referred to above (p. 188) in connection with the question of

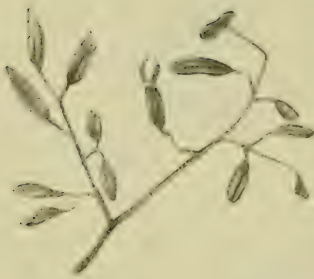


Fig. 31. *Lagenostoma Sinclairi*. Portion of branched rachis bearing cupulate seeds. Nat. Size. After Arber.



Fig. 32. *L. Sinclairi*. Two seeds enclosed in cupules and borne on branches of the rachis. $\times 5$. After Arber.

Marattiaceous fructifications. The fertile pinnules occur on the same fronds which bear the ordinary vegetative leaflets, so that the author was able to demonstrate direct organic connection with the foliage of *Lyginodendron*. The fertile lobes are pedicellate, oval in form, and each of them bears from 6 to 8 lanceolate, sharply-pointed microsporangia, described by Mr. Kidston as bilocular. When young the microsporangia are bent inwards, with their apices meeting at the centre, but at maturity they spread outwards, appearing like a fringe hanging from the margin of the pinnule, though in reality attached

¹⁾ Kidston, Prelim: Note on Occurrence of Microsporangia in organic Connection with Foliage of *Lyginodendron*, Proc. Royal Soc. Vol. 76, 1905; On the Microsporangia of the Pteridospermeae, Phil. Trans. Royal Soc. (B), 1906.

to its lower surface. In all respects the fructification agrees with *Crossothecca* (see Fig. 17, F) and it is named *Crossothecca Hönninghausi* by Mr. Kidston. Though the specimens are not in the petrified condition it was found possible to isolate the microspores, which are still contained in the sporangia.

It is a point of great interest that the male fructification of *Lyginodendron* should have been borne on the same frond which elsewhere shows the usual vegetative characters. In this respect *Lyginodendron* was at a lower stage of differentiation than many Ferns, and far below the level of any Seed-plants previously known.

About a year before Mr. Kidston's discovery, Miss M. Benson had described a synangic fructification, with structure preserved, which she named *Telangium Scotti*, and was inclined to refer to *Lyginodendron*.¹⁾ In this fructification from 4 to 8 long, pointed sporangia are partially united to form synangia, much like some of those attributed to Marattiaceae. The best evidence for reference to *Lyginodendron* was afforded by the spores, which agree very nearly with the pollen-grains found within the pollen-chamber of species of *Lagenostoma*. From observations of my own I think it probable that Miss Benson's *Telangium* may turn out to have been a *Crossothecca* and that the bilocular sporangia observed by Mr. Kidston may be an indication of synangic structure.

In any case it appears that the reproductive organs of *Lyginodendron* present the same combination of characters which is shown so clearly in the vegetative structure. While the highly organized seed strongly indicates Cycadean affinities, the microsporangiate fructification is entirely Fern-like in its nature.

I have described *Lyginodendron oldhamium* at some length, because, from our exceptionally complete knowledge of the plant in all its parts, it may best serve as the type of the Pteridospermeae. We will now pass rapidly in review the evidence regarding other members of the class.

Before leaving the *Lyginodendreae*, it may be pointed out that *Heterangium* (with the foliage of *Sphenopteris elegans* and other species) though its fructification is not yet known, is clearly shown by its anatomical structure to belong to the same family with *Lyginodendron*. Anatomically it stands at a lower level than that genus, for its vascular cylinder is without a pith, constituting a protostele analogous to that occurring in most species of the recent Fern-genus *Gleichenia*.

¹⁾ Ann. of Bot., Vol. 18, 1904.

Neuropterideae.

In the same year in which the seed of *Lyginodendron* was first identified, Mr. Kidston was able to demonstrate the presence of seeds in a species of *Neuropteris*, a member of the group which Stur, as long ago as 1883, proposed to exclude from the Ferns.

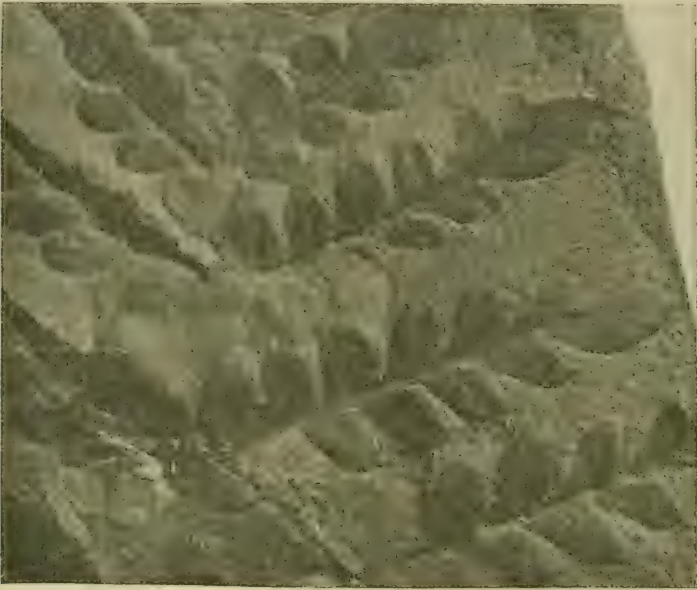


Fig. 33. *Neuropteris heterophylla*. Part of vegetative frond, slightly enlarged.

In the well-known species *Neuropteris heterophylla*, the frond of which is illustrated in Fig. 33, bodies of about the size and shape of a small hazel-nut were found by Mr. Kidston, in material from the Middle Coal-Measures of Dudley, attached to a rachis bearing the characteristic pinnules (Fig. 34). Unfortunately there is no preservation of structure in this case, but the external characters afford sufficient evidence of the seed-nature of the organ. Beyond the fact that the seed was one of those with radial symmetry, and that it had a fibrous envelope, there are no details to record. The point of chief interest is the fact that these large seeds were borne on a frond so little modified as to show the ordinary vegetative form of pinnule, another indication of the absence, in this group of plants, of differentiated sporophylls. According to Mr. Kidston, the seeds fall under the genus *Rhabdocarpus* of Göppert and Berger (not of Brongniart).

Mr. Kidston was thus the first to observe direct continuity between the seed and the frond in a Fern-like Palaeozoic plant. The family of the Neuropterideae, of which the plant in question is a representative, is well known from a structural point of view. As Renault demonstrated in 1883, the petrified petioles named *Myeloxylon* by Brongniart belonged to the fronds of *Neuropteris* and *Alethopteris*, while Weber showed (Weber and Sterzel, 1896) that *Myeloxylon* petioles were borne on *Medullosa* stems. Thus we have a fairly complete knowledge of the anatomy in certain members of the family. The stems of *Medullosa*, as has long been known, have a complex structure, the vascular system being of the "polystelic" type, with secondary formation of wood and bast around each stele. This structure finds its simplest expression in the British species *Medullosa anglica* (Scott, 1899), of Lower Coal-Measure age (see Figs. 35 & 36). The leaf-bases, with typical *Myeloxylon* structure, are attached to the stem. The steles are three in number, each with a solid axis of primary wood, surrounded by secondary wood and phloem (Fig. 36). The leaf-trace bundles, given off from the outer surface of the steles, are concentric in the lower part of their course, but soon break up into a number of collateral strands, with external protoxylem (Fig. 37). A large number of these collateral bundles enter the petioles, which thus have a very Cycadean type of structure, chiefly differing from those of recent Cycads in the fact that the wood of the bundles is, as a rule, wholly centripetal, while in the living family the foliar bundles are mesarch. The triarch adventitious roots, which spring from the stem between the leaf-bases, also bear a considerable resemblance to those of Cycads.

The leaf of *Medullosa anglica*, as shown by the characters of the rachis and leaflets in the petrified specimens, was that of an *Aletho-*



Fig. 34. *Neuropteris heterophylla*. Seed, attached to a branch of the rachis bearing two characteristic pinnules. $\times 2$.
After Kidston.

pteris, probably identical with the species *A. lonchitica*, which is common, in the form of impressions, at similar horizons. There is a con-

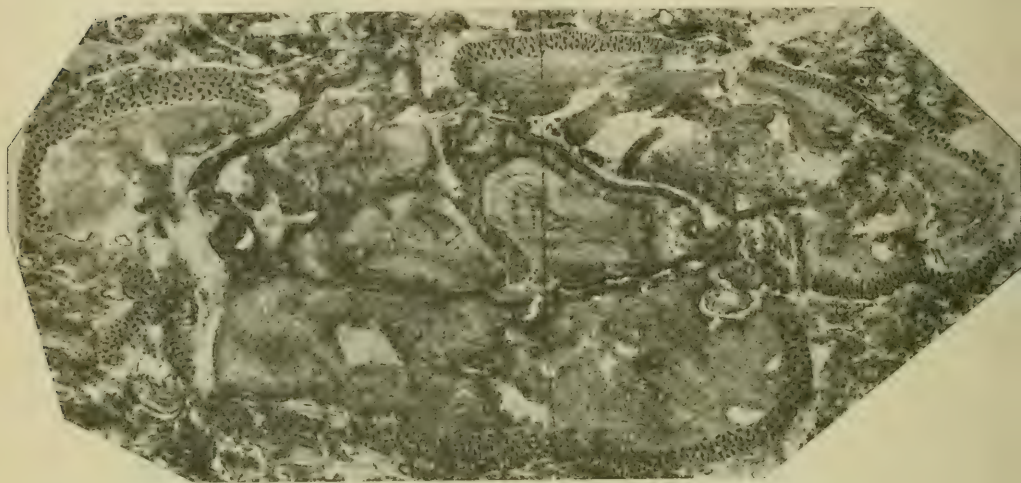


Fig. 35. *Medullosa anglica*. Transverse section of stem, with three leaf-bases (*Myeloxylon*) attached. $\times$ about $1\frac{1}{2}$.

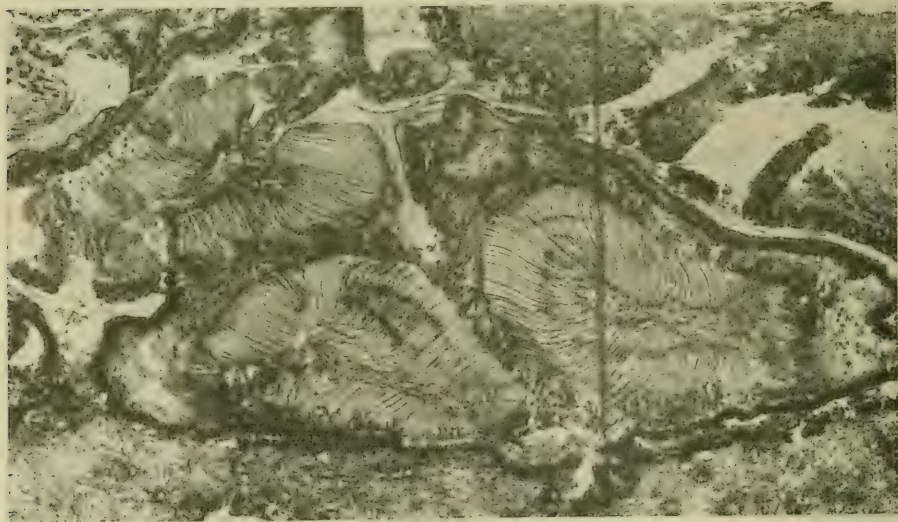


Fig. 36. *Medullosa anglica*. Central part of stem, showing the three steles with their primary and secondary wood. $\times$ about 3.

siderable probability that the *Trigonocarpon* originally described by Hooker and Binney in 1854 and referred by Williamson to

T. olivaceforme, was the seed of *Medullosa anglica*. The petrified specimens of that seed are invariably associated with the rachis and other organs of the *Medullosa*, and there are certain points of structural agreement which confirm the probability of the attribution (Scott and Maslen, 1906).

The seed is a large, ovate one, 40—50 mm long; quite half the length, however, is occupied by the micropylar tube, the most remarkable feature of the seed. The testa consists of two layers: the outer sarcotesta, of delicate, partly lacunar tissue, bounded externally by a sharply differentiated hypoderma and epidermis, and the inner, ribbed, sclerotesta, consisting of dense, thick-walled tissue. The nucellus appears to have been free, from the chalaza upwards, and

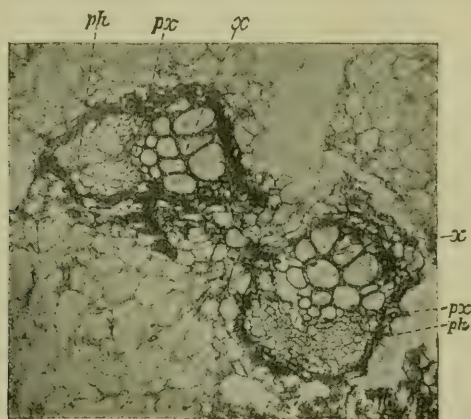


Fig. 37. *Medullosa anglica*. Two collateral leaf-trace bundles in transverse section. x, xylem; px, protoxylem; ph, phloem. $\times 35$.

terminates at the apex in a pollen-chamber, provided with a distinct beak, as in the seed of *Cordaites*. The vascular system of the seed was double, the outer system of bundles traversing the sarcotesta, while the inner formed a complex tracheal network in the nucellus. The membrane of the megaspore is evident, but the prothallus has not yet been found preserved. The structure of the seed as a whole presents marked analogies with that of recent Cycadean seeds, the differences depending chiefly on the free nucellus, while in Cycads it is adherent to the inner layer of the integument. There are also considerable resemblances to the Palaeozoic seed *Stephanospermum*, of which a very full account has recently been given by Prof. F.W. Oliver (Oliver, 1904). An interesting feature of *Stephanospermum* is the remarkably perfect preservation of the pollen-grains contained in the pollen-chamber of the seed; the cell-group, probably representing the antheridium, is clearly shown in the pollen-grains.

The evidence for the reference of the seed *Trigonocarpon olivaceforme* to *Medullosa anglica* consists firstly, as already mentioned, in the constant association of the petrified seeds with fragments of the plant; further, in the equally general association of corresponding casts of seeds with the foliage of *Alethopteris lonchitica*. As regards structure, the chalazal and sarcotestal bundles of the seed contain the peculiar, finely scalariform tracheides, characteristic of *Medullosa*, especially in its foliar bundles (see Scott, 1899, Pl. 10, Fig. 5; Pl. 12, Fig. 15), and there is also some agreement between the hypodermal tissues of the sarcotesta and those of the petiole. The attribution in the case of *Trigonocarpon* is rendered highly probable by Mr. Kidston's discovery of the seed of *Neuropteris heterophylla*, and I have little doubt that it is correct, though the direct proof of actual continuity has not so far been obtained.

A few words may be added on the anatomy and habit of the Medulloseae (a family-name which we may provisionally take as synonymous with Neuropterideae). In the species of *Medullosa* from the Permian of the Continent, which have long been known, the structure is a good deal more complex than in the more ancient British form. The elaboration consists essentially in the differentiation of a central and a peripheral system of steles, the peripheral system sometimes forming a continuous, or nearly continuous ring. As the secondary growth of the external steles was in some forms much greater on the outer than on the inner side, a certain resemblance to the stems of Cycadaceae with medullary bundles is noticeable, accentuated in the largest stems of *M. stellata* by the appearance of extrafascicular zones of wood and bast enclosing the whole stelar system. Some authors, notably Mr. Worsdell¹, have laid great stress on these resemblances, which lead them to place the Medulloseae on the line of descent of the Cycads. Personally, I have been unable to convince myself that the stem of the Cycadaceae admits of an interpretation on "polystelic" lines, though on other grounds the affinity suggested has much in its favour.

While we have in the Permian Medulloseae striking examples of the extreme complexity which this type of stem was capable of assuming, *Sutcliffia insignis*, a plant recently discovered in the Lower Coal-Measures of Lancashire, carries us back to a type of structure probably more primitive than had previously been known in this family.²) The stem has a central stele of great size, without pith,

¹) W. C. Worsdell, The Structure and Origin of the Cycadaceae. Ann. of Bot. Vol. XX, April 1906. A full list of literature is attached to this paper.

²) Scott, A New Type of Stem from the Coal-Measures. Bot. Centralblatt, Band 101, p. 591, 1906. The full description will appear immediately in the Trans. Linn. Soc. of London.

the solid centripetal wood consisting of pitted tracheides interspersed with bands of parenchyma. From the principal stele, large vascular strands, the meristeles or subsidiary steles, are detached, which divide up and fuse with one another, ultimately giving rise to the leaf-trace bundles, a large number of which enter the leaf-bases. The petiolar bundles are concentric, resembling those of Seward's *Rachiopteris Williamsoni*, which was no doubt the petiole of another species of *Sutcliffia*. In the specimen investigated, secondary growth in thickness was only just beginning. In habit and various structural details, the plant agrees with a *Medullosa*; it shows a near approach to monostelic structure, for the single central cylinder forms the dominant feature in the vascular system, while the meristeles effect the transition to the leaf-traces. The concentric foliar bundles constitute a more Fern-like character than is known elsewhere among the Medulloseae. The plant is of considerable interest, as indicating the probable derivation of the Medullosean stem from a simple protostelic type, such as occurs in *Heterangium* among the Lyginodendreae.

As regards habit, there can be no doubt that the Medulloseae were plants of very large size. Petioles of *Medullosa* nearly 15 cm in diameter are known, and those of *Sutcliffia* approached the same dimensions. The repeatedly pinnate leaves, with the habit of a huge *Osmunda* (as in *Neuropteris*) or *Angiopteris* (as in *Alethopteris*) were borne on stems probably resembling those of Tree-ferns; in a *Medullosa* from Saxony the decorticated stem measures 48×45 cm in diameter. The specimens of *Medullosa anglica* show that the stem was completely clothed by the decurrent bases of the leaves.

M. Grand'Eury's extensive observations on the association between fronds and seeds of definite species, not only in *Alethopteris* and *Neuropteris*, but in *Odontopteris*, *Linopteris*, *Lonchopteris*, etc. have convinced him that the Neuropterideae generally were seed-bearing plants of Cycadean affinities. There can be no question that all the existing evidence points in this direction, while throughout the whole of the family there is practically an entire absence of any counter-vailing evidence on the Fern side.

We have as yet scarcely any knowledge of the nature of the male organs in this family. In 1887 Mr. Kidston described a form of fructification in *Neuropteris heterophylla*, the same species in which he afterwards discovered the seed. The specimen shows a forked rachis, bearing the normal vegetative pinnules below, while the branches terminate in four-lobed bodies, which may be interpreted either as groups of sporangia or as cupules. As there is no reason to suspect the presence of cupules in the Neuropterideae, the former view is perhaps the more probable, in which case the specimen would no doubt represent the microsporangiate fructification; M. Grand'

Eury also observed in *Linopteris* discs which he regarded as probably of the same nature, but in no case, as yet, are the indications perfectly satisfactory.

In the Neuropterideae, as in the Lyginodendreae, we are dealing with plants of which the anatomical structure is known, at least in certain representatives. We are therefore able to point to definite structural characters, quite apart from the habit, which indicate affinity with the Ferns, as we have already shown in the case of the Lyginodendreae. In the anatomy of the Neuropterideae with the *Medullosa* type of stem, the most Fern-like feature is the vascular system, which, in its primary „polystelic” arrangement is essentially Filicinean, and was compared by Weber and Sterzel (1896) with that of *Psaronius*. This character, it is true, becomes disguised as secondary growth proceeds, but the original ground-plan of the structure is of unmistakable significance.¹⁾ The leaves, apart from the habit and venation, are on the whole of Cycadean structure and not, in themselves, much more Fern-like than those of the recent *Stangeria*. In the new genus *Suteliffia* the anatomy of the stem, peculiar as it is, can only be compared with that of a protostelic Fern, while the concentric foliar bundles accentuate the Filicinean relationship. The discovery of the *Suteliffia* type of structure renders it probable that dialystely arose within the family Medulloseae, and tends to separate the latter further from the Lower Carboniferous Cladoxyleae; in this curious group (Solms-Laubach, 1896) there is the same combination of dialystely with secondary growth which we find in Medulloseae, but the arrangement of the steles, and the nature of the tracheides, not to mention other characters, are quite different, and it seems most probable that the two families represent parallel lines of development. The Cladoxyleae have been compared with Botryopterideae, especially *Asterochlaena*, and an affinity in this direction appears highly probable. There is nothing, as yet, to indicate the particular group of primitive Ferns from which the Medulloseae themselves may have sprung, but on anatomical grounds it seems not unlikely that they and the Lyginodendreae may have had a common origin from simple protostelic forms.

Other Pteridospermeae.

There are at least two cases in which seeds have been found in actual connection with Palaeozoic Fern-like fronds, where we have as yet no clue to the internal structure.

¹⁾ See, however, p. 212.

The first of these cases was described by Dr. David White in 1904, in a plant named by him *Aneimites fertilis*, from a Lower Carboniferous horizon in West Virginia. The frond is a highly compound one, of the form familiar under the designation *Adiantites*, a generic name which has been discarded on technical grounds of nomenclature. The fructification (originally named *Wardia fertilis*) is borne on the apices of branched, terminal extensions of the peripheral pinnae, the pinnules being greatly reduced on the adjacent sterile portions of the frond. The small seeds are rhomboidal in form, lenticular in cross-section, and winged; it thus appears that they were of the platyspermic (bilaterally symmetrical) type. The author believed that he detected traces of a micropyle and pollen-chamber, but in the absence of structural specimens such indications are necessarily obscure. In spite of the important differences in the seeds, Dr. White is inclined (mainly on the ground of frond-characters) to regard his *Aneimites* as more closely allied to *Lyginodendron* than to any other type of Cycadofilices known up to that time. He points out that the discovery of Pteridospermic characters in *Aneimites* throws serious suspicion on the sterile frond-genus *Eremopteris* among others. My friends, Mr. Arber and Prof. F. W. Oliver inform me that they have found strong evidence for the occurrence of seeds, comparable to those of *Aneimites*, in a species of *Eremopteris*.

A few months later, M. Grand'Eury (in April, 1905) made his striking discovery of the seeds of *Pecopteris Pluckenetii*, from the Upper Coal-Measures of St. Etienne. In 20 specimens he found the seeds attached by hundreds to the fronds; they may occur on the ordinary, unmodified foliage, but where they are numerous the lamina is somewhat reduced. The small oval seeds (named *Carpolithes granulatus* by Grand'Eury nearly 30 years earlier) are attached to the ends of the principal veins, and are provided with a border or wing; their form is so similar to that of *Samaropsis* that they may easily be confounded, in the detached condition, with this Cordaitean seed. The resemblance of the seeds of *Pecopteris Pluckenetii*, *Aneimites* and (I believe) *Eremopteris* to those of Cordaiteae is a striking fact, showing that the bilateral or radial symmetry of the seed is of no value as a means of distinction between this Gymnospermous family and the Pteridosperms.

No palaeobotanical discovery would be more interesting at the present time than that of the anatomical structure of *Pecopteris Pluckenetii*. The species is not quite a typical one, and was placed by Sterzel (1886) in a distinct genus, *Dicksoniites*, on account of his discovery of bodies which he interpreted as sori, and compared to those of *Dicksonia*; their nature is not yet clearly understood. It seems certain that other fronds of the *Pecopteris* type will prove to

have belonged to seed-bearing plants, as already indicated by the *Crossotheca* fructification which some of them bore; it is however extremely probable, as pointed out in discussing the Palaeozoic Ferns, that the form-genus *Pecopteris* is an altogether heterogeneous assemblage, including plants almost as remote from each other as *Stangeria* is from *Lomaria*, with which it was once confounded. Some of the Palaeozoic plants with the *Pecopteris* habit may well have been true Ferns of Marattiaceous affinity, though others were undoubtedly Fern-like Spermatophyta.

Systematic Position of the Pteridospermeae.

When Prof. F. W. Oliver and I suggested, in 1904, the foundation of a distinct class Pteridospermeae, we provisionally defined the proposed class "as embracing those Palaeozoic plants, with the habit and much of the internal organization of Ferns, which were reproduced by means of seeds". We deliberately abstained from attempting a more exact definition, and our caution was justified, for one of the characters which then seemed of some value as a criterion, the radial symmetry of the seed, has already proved not to hold good. Where the anatomical structure is known, as in Lyginodendreae and Medulloseae, the provisional definition, though vague, is quite serviceable. In the case of specimens only known as yet in the form of impressions (such as *Aneimites fertilis* and *Pecopteris Pluckentii*) we have to rely on the Fern-like habit alone in referring the plants in question to Pteridospermeae rather than to Gymnosperms proper. Such difficulties are unavoidable in palaeontological work; we have to do the best we can with such characters as are available. We may, however, now that our knowledge has somewhat widened, consider the position of the Pteridospermeae rather more closely.

The name Cycadofilices designated a group, only known at the time by its vegetative characters, which hovered in the gap between Filicineae and Cycadophyta without showing any decided leanings to either side. The class-name Pteridospermeae represents a more advanced stage in our knowledge, and indicates plants which we know to have been already definitely Spermatophytic, though retaining many marks of a Filicinean origin. This consideration appears sufficient to justify the institution of the new class.

The question remains, whether the Pteridosperms should be included under Gymnosperms or kept apart, at least for the present, as a Sub-Kingdom of their own. Many botanists will doubtless follow Prof. Zeiller in choosing the former alternative — personally, I incline to the latter, for reasons which I will now state. The question, it may be said at once, is largely one of convenience, for there can be

no doubt of the Gymnospermous *affinities* of the group under discussion. So far as the seed is concerned, the Pteridosperms were Gymnosperms, on the same level with the Cordaiteae. The only constant peculiarity of the seed is a negative one — the absence of an embryo — and this is common to the Cordaiteae, which in all other respects were as highly organized as recent Gymnosperms.

If the Pteridospermeae are to be kept distinct it must be on other grounds. The chief characters in question are the following: —

1. The fact that the seeds were borne on fronds but little modified, as compared with the vegetative foliage. This appears to have been the case in every Pteridosperm where we have any evidence on the subject, and affords an important character, though a female *Cycas* no doubt only differs in degree.

2. The male organs; like the female, they appear to have been borne on ordinary fronds, and, if we may judge from the one case where they have been investigated, scarcely differed from the sporangia of certain Ferns. Here, so far as the evidence extends, there is a wide difference from any known Gymnosperms, and a near approach to the Filicineae.

3. The anatomical Structure. There is probably no constant distinctive character in the structure either of stem or leaf. The anatomy of the stem in *Lyginodendron* does not differ essentially from that in *Poroxydon*, which appears to find its nearest allies in the Cordaiteae, while other plants, such as *Pityx antiqua* and *Dadoxylon Spencersi* (Scott, 1902) which likewise possess primary centripetal wood in the stem, probably also belong to the latter group. It would not always be possible to tell from the structure of the stem alone whether a given plant belonged to the Pteridospermeae or the Cordaiteae. So too with the leaf — the anatomy of the petiole and lamina in *Medullosa* is essentially that of a Cycadophyte, while in *Lyginodendron* it is that of a Fern. Taking the *sum* of anatomical characters, however, the Pteridosperms; so far as we know them, are much more Fern-like than any typical Gymnosperm. We might frame a provisional diagnosis of the Pteridospermeae as follows:

Male and female sporophylls little differentiated from the vegetative foliage; no cones formed. Anatomy of either stem, or leaf, or both, of a Filicinean type, as was also the habit.

The chief practical reason for keeping the Pteridosperms apart from the Gymnosperms is their manifestly more primitive character, shown in one respect or another throughout the group. Even in the seed, the most advanced of their organs, possible primitive indications are not wanting. In *Physostoma*, with its integument breaking up into a ring of free tentacles taking the place of the micropylar tube, we

have a unique form of seed-investment. The characters of the male fructification, if we may take *Crossothea* as a fair example, appear to have been frankly Cryptogamic, and the same applies to the anatomy of such plants as *Sutcliffia* and *Heterangium*, genera which show such evident relations to *Medullosa* and *Lyginodendron* respectively, that we cannot doubt their being Pteridosperms. It seems to me desirable to give full weight to primitive characters such as these, and to keep the Pteridosperms distinct, rather than to merge them in the Gymnosperms, a group which has departed so much further from Cryptogamic traditions. At the same time I fully recognise that this is a matter of expediency rather than of principle, for further research will undoubtedly tend to fill up the gap between the two classes.

A more fundamental question is that of the relation of the Pteridospermeae to the Cryptogams. As has been sufficiently shown in the preceding pages, all the characters in which the Pteridosperms show Cryptogamic affinities, whether in anatomical structure, in the morphology of the sporophyll, or in the nature of the male fructification, point clearly to their derivation from ancestors belonging to a Filicinean stock. They have been described as "Ferns which have become Spermatophytes", and the phrase is appropriate. When, however, we come to inquire into the characters of the Filicinean group from which the Pteridosperms arose, we find that our data are insufficient. They are themselves, in all probability, as ancient as any land-plants known to us, and their actual origin lies further back than our records at present extend. Considering that some of the Pteridosperms show a decidedly simple anatomical structure (as in *Heterangium*) we may assume that they were derived from plants of a simple type of organization. It would be rash in the extreme to identify any of the known "Primofilices" with the ancestors of the Pteridosperms; they are not nearly old enough geologically, and our knowledge is much too narrow to enable us to determine how far they may have retained the characters of the original common stock. The utmost we can venture to say is, that these simpler Palaeozoic Ferns, the Botryopterideae and their allies, probably stand nearer the Cryptogamic progenitors of the Seed-plants than any other group of which the record has come down to us.

Where we find among the Pteridosperms characters resembling those of more advanced Filicinean types, they are probably to be attributed to parallel development rather than to inheritance. The "polystely" of *Medullosa*, for example, if, as there is reason to believe, it arose within the Pteridospermic family Medulloseae, was not a directly inherited Filicinean character, but rather a new development on Filicinean lines.

We may sum up the position of the question as to the derivation of the Pteridosperms in the statement that all the evidence points to their having sprung from the same stock with the Ferns. The antiquity of the Ferns, and especially of the comparatively simple types represented by the Botryopterideae and related forms, appears sufficiently established to afford an historical basis for this conclusion.

The relation of the Pteridospermeae to higher seed-bearing plants will be best discussed in the next Section.

VII. The Gymnospermeae.

There is little of novelty to record in our knowledge of the Palaeozoic Gymnosperms, as distinguished from the more primitive class Pteridospermeae. With regard to the Cordaiteae, the most important group, the position remains very much as Renault left it. The facts are in every text-book and familiar to all students of Palaeobotany; I do not propose to recapitulate them here. Marvellous as was the reconstruction of this family at the hands of Grand'Eury and Renault, our knowledge urgently needs widening, and new data are to be eagerly sought. In the case of the Palaeozoic Cycads and Conifers our records are scanty, and the time has not yet come for a general treatment of this part of our subject.

The questions on which I propose briefly to touch are two only: —

1. The relation of the Pteridosperms to the Cycadophyta.
2. Their relation to the Cordaiteae.

1. The Relation of the Pteridospermeae to the Cycadophyta.

The general affinity between the Pteridosperms and the Cycads (in the widest sense) is manifest, and has been recognized since the first anatomical observations which led to the institution of the group Cycadofilices. Apart from the abundant anatomical evidence, we find ample confirmation of the affinity in our more recently acquired knowledge of the reproductive organs. The seeds which we attribute, with certainty or high probability, to the Pteridosperms, *Lagenostoma*, *Physostoma*, *Trigonocarpon*, *Stephanospermum* and others, are all of the Cycadean type of structure, as shown especially in the characters of the pollen-chamber and vascular system, and do not admit of an equally close comparison with those of any other group of plants except perhaps the Cordaiteae and *Ginkgo*. The male organs, to judge by Mr. Kidston's *Crossothea*, appear to have been of the nature of synangia, and

find a remarkable analogy in the corresponding fructifications of the Mesozoic Bennettiteae, discovered by Dr. Wieland. The sporophylls, so little differentiated from the vegetative leaves, are best compared with the microsporangiate sporophylls of Bennettiteae on the one hand or with the carpels of *Cycas* on the other. It is unnecessary to further emphasize the affinity with Cycadophyta, which all characters unite in establishing. When we come to details, however, and aim at distinguishing the particular line of Pteridospermeae which probably led on to the Cycads, the question becomes exceedingly difficult, if not insoluble. So far as the anatomy of the stem is concerned, *Lyginodendron* appears to come near the Cycads, and the attempt has further been made to show how the seed, *Lagenostoma*, might have given rise to Cycadean seeds, the cupule becoming adherent and constituting the supposed outer integument of the Cycadean ovule.¹⁾ It is, however, improbable that any such near relation exists. There is no satisfactory proof of the presence of a second integument in Cycadean seeds, and the hypothesis of an adherent cupule therefore appears superfluous. As regards anatomical evidence, though the stem of *Lyginodendron* is readily comparable with that of a Cycad, the petiolar structure is totally different. The Medulloseae (Neuropterideae) have also been regarded as nearly allied to the Cycads, a view which has been vigorously maintained by Mr. Worsdell on anatomical grounds. It would take far too much space to discuss this part of the question in detail. In spite of the interesting points which Mr. Worsdell and M. Matte have brought forward, the evidence for the monostelic nature of the Cycadean stem seems to me to be unshaken and I cannot regard its derivation from a dialystelic Medullosean type as probable. The strongest argument is that based on the structure of the petiole, which in *Medullosa* undoubtedly approaches Cycadean structure very nearly, and may fairly be regarded as evidence of affinity.

The Neuropteridean seed, represented by *Trigonocarpon olivaeforme*, appears to have a good deal in common with that of recent Cycads, as shown by the differentiation of the testa into a sarcotesta and a sclerotesta, the double vascular system, and the form of the pollen-chamber. The great difference consists in the fact that in *Trigonocarpon* the nucellus appears to have been free, and that the internal bundle-system belongs to the nucellus and not to the integument. These difficulties do not seem to be insurmountable. When the nucellus once became adherent to the integument the boundary between the two would soon be obliterated, and a bundle-system belonging

¹⁾ M. C. Stopes, Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen. Flora, Bd. 93, 1904; On the Double Nature of the Cycadean Integument, Ann. of Bot., Vol. XIX, 1905.

originally to the nucellus might easily acquire an extension into the integument, as observed in one or two cases by Miss Stopes (1904). On the whole I should regard the *Trigonocarpon* type of seed as nearer to that of recent Cycads than any member of the *Lagenostoma* group. It is extremely unlikely that any of the direct ancestors, either of Cycadaceae or other Cycadophyta, have as yet come under observations, but it is quite conceivable that one or other line of Cycadean descent may have passed through a stage not unlike that represented by the Neuropterideae, though probably without the polystelic modification of the stem often, but not always, found in that group.

It must be borne in mind that in Mesozoic times the Cycadophyta were a vast class of plants, embracing a great variety of organization, and it is not improbable that their various lines may have sprung from the plexus of Palaeozoic Pteridospermeae at different points.

2. The Relation of the Pteridospermeae to the Cordaiteae.

In many respects these two classes of Palaeozoic Spermatophyta are so widely different that a comparison scarcely seems possible in the present state of our knowledge. In habit there is no resemblance, the Cordaitean trees having much more in common with Conifers such as *Agathis* than with the Fern-like Pteridosperms. The specialized sporophylls of the Cordaiteae, grouped in definite catkins or cones, are also totally different from the compound, scarcely modified leaves, which bore the seeds and pollen-sacs of Pteridosperms. The Cordaiteae, in fact, are on a far higher level, and have always been justly recognized as true Gymnosperms. Yet, on present evidence, they were as ancient as the Pteridosperms themselves, a consideration which shows how enormously far back the history of Seed-plants must extend, and imposes a certain reserve on our phylogenetic speculations.

There are, however, clear indications of affinity between Pteridospermeae and Cordaiteae, different as they appear. The strongest mark of this affinity is in the seeds, which are essentially of the same type in both groups. A year or two ago we were inclined to regard the bilateral or radial symmetry as a basis of distinction, but we now have good evidence for the occurrence of the bilateral as well as the radial form among Pteridosperms, and we are not able, at the present time, to assign constant diagnostic characters to the seeds of the two classes. The pollen-chamber, the double vascular system and probably the free nucellus, are characters met with in members of both groups.

Anatomically there is a great difference between the two, if we base our comparison on the typical *Cordaitea*-stem, as described by

Renault, which has an essentially Coniferous, and more particularly an Araucarian structure, the whole of the wood having been centrifugally developed. In *Poroxylon*, however, which in habit, and general structure, appears to agree most nearly with *Cordaiteae*¹⁾, there are strands of centripetal wood surrounding the pith, the stem-structure closely approaching that of *Lyginodendron*. As we now know, the *Poroxylon* type of stem extends back to the Lower Coal-Measures. Still more ancient stems (*Calamopitys* and *Pitys*) of Lower Carboniferous age, likewise have a structure intermediate between that of the *Cordaiteae* and *Lyginodendreae* (Scott, 1902). The leaf of *Cordaiteae* and of *Poroxylon*, shows, in its mesarch or exarch bundles, a distinctly Pteridospermous character. On grounds of anatomy and seed-structure it thus appears to be established that the *Cordaiteae* and the Pteridospermeae were related, though the data do not yet enable us to determine their common point of origin.

I do not propose to enter, in the present article, upon any discussion of the relations of the Coniferae, a subject on which my views have been repeatedly expressed.²⁾ My friend Mr. Seward, in his valuable monograph of the Araucariales, just published³⁾, has stated, with much ingenuity, the case for the derivation of these Conifers from a Lycopodineous ancestry. It would unduly extend this article to enter into the controversy here, and I am absolved from doing so by the consideration that the Palaeozoic Coniferae afford, as yet, scarcely any data for the discussion.

In the foregoing sketch of the present position of Palaeozoic Botany, I have dealt with the subject almost wholly from a morphological and evolutionary point of view. It is important, as was pointed out early in the article, to bear in mind the very special and limited character of the floras from which our evidence is derived. Although the fossil remains of Carboniferous age are extremely abundant compared with those of other periods, it is for the most part only a special kind of flora which is preserved. The petrified specimens, on which so much depends, are not, after all, of very numerous types and are limited to few localities. The opening up of new sources of material showing structure is urgently to be desired, and it may be

¹⁾ As M. Grand'Eury has recently shown, it is probable that *Rhabdocarpus*, Brongniart, was the seed of *Poroxylon*. Comptes Rendus, T. 140, 1905, p. 995.

²⁾ Studies in Fossil Botany, 1900, p. 521. Early History of Seed-bearing Plants, 1905, p. 24. The Fern-like Seed-plants of the Carboniferous Flora. Congrès Internat. de Botanique, 1905, p. 294. The "Origin of Gymnosperms" at the Linnean Society, New Phytologist, June, 1906.

³⁾ Phil. Trans. Royal Soc., Ser. B, 1906.

hoped that the increasing interest in the subject may lead to this result.

There is room, even with the existing material, for important work on somewhat different lines from those which have hitherto been pursued. The subject of the conditions under which the coal-plants, for example, grew, the biological character of the flora, and the physiological anatomy of the plants preserved as petrifications, offers a wide and promising field of research. A more extended knowledge of Palaeozoic floras from such points of view as these would be of the greatest interest in itself, and would also react very advantageously on the study of evolutionary problems.

Bibliography of Literature

on

Palæozoic Fossil Plants,

including some of the more important memoirs published between

1870—1905¹

by

E. A. Newell Arber, M. A., F. L. S., F. G. S.
 Trinity College Cambridge, University Demonstrator in Palæobotany.

Index to the Scheme of Classification.

	page
<i>General Monographs and Text Books</i>	220
<i>Memoirs on Special Subjects</i>	220
<i>Silurian</i>	221
a) Petrifications	221
b) Impressions	221
<i>Devonian, Impressions and Petrifications</i>	221
1. Arctic Regions	221
2. Australia	222
3. Austria (Bohemia)	222
4. Belgium	222
5. Canada	222
6. Germany	223
7. Great Britain and Ireland	223
8. Russia	224
9. United States of America	224
<i>Lower Carboniferous (Culm)</i>	224
a) Petrifications	224
b) Impressions	225

¹) This Bibliography is not, in any sense, complete. To compile an exhaustive list of the Literature would require many months of continuous labour. Where the title of a memoir does not appear to exactly indicate the scope of the paper, or where the paper is concerned with a few genera only, the names of the genera described are, in some cases, added after the reference.

	page
1. Arctic Regions	225
2. Argentina	225
3. Australia	225
4. Austria	225
5. France	225
6. Germany	225
7. Great Britain	226
8. Russia	226
9. United States of America	227
<i>Upper Carboniferous and Permian of the Northern Hemisphere</i>	227
A. <i>Special Studies</i>	227
a) Petrifications	227
1. Various groups, and organs of unknown affinity	227
2. Bacteria, Algae, Fungi and Bryophyta	228
3. Pteridophyta: — Equisetales, Sphenophyllales	229
4. Filicales, Cycadofilices, Pteridospermeae	229
5. Lycopodiales	230
6. Cordaitales, Poroxylon, Coniferales	231
b) Impressions	232
1. Various groups, and organs of unknown affinity	232
2. Pteridophyta: — Equisetales, Sphenophyllales	232
3. Filicales, Cycadofilices, Pteridospermeae	233
4. Lycopodiales	234
5. Gymnospermæ: — Cordaitales, Cycadales, Coniferales etc.	235
B. <i>Floras</i>	236
1. Asia Minor	236
2. Austria and Bohemia	236
3. Canada	236
4. China and Central Asia	236
5. France	237
6. Germany	237
7. Great Britain	238
8. Italy	239
9. Portugal	239
10. Portuguese South-East Africa	239
11. Russia	239
12. Switzerland	239
13. United States of America	239
<i>Permo-Carboniferous of India and the Southern Hemisphere</i> (<i>Glossopteris Flora</i>)	240
A. <i>Special Studies</i>	240
1. Algae	240
2. Equisetales and Sphenophyllales	240
3. ? Filicales	240
4. Lycopodiales	241
B. <i>Floras</i>	241
1. Monograph and General Memoirs	241
2. Australasia	241
3. India	242
4. Southern Africa	242
5. South America	242
6. Russia	242

General Monographs and Text Books.

- Meschinelli, A.*, Fungorum fossilium omnium huiusque cognitorum iconographia. Vicetiae. 1902.
- Potonié, H.*, Lehrbuch der Pflanzenpaläontologie mit besonderer Rücksicht auf die Bedürfnisse des Geologen. Berlin. 1897—1899.
- Renault, B.*, Cours de botanique fossil. Vol. 1—4. Paris. 1881—1885.
- Saporta, Marquis G. de*, and *Marion, A. F.*, L'évolution du règne végétal. Vols 1—3. Paris. 1881—1885.
- Schenk, A.*, Die fossilen Pflanzenreste. Breslau. 1888.
- Schimper, W. P.*, Traité de paléontologie végétale. Vols 1—3. et Atlas. Paris. 1869—1874.
- Scott, D. H.*, Studies in Fossil Botany. London. 1900.
- Seward, A. C.*, Fossil Plants for Students of Botany and Geology. Vol. I. Cambridge. 1898.
- Solms-Laubach, H., Grafen zu*, Einleitung in die Paläophytologie vom botanischen Standpunkt aus. Leipzig 1887. English Translation, Oxford 1891.
- Zeiller, R.*, Éléments de Paleobotanique. Paris. 1900.
- Zittel, K. A.*, Handbuch der Paläontologie. Abt. II: Paläophytologie. (Begun by W.P. Schimper and completed by A. Schenk.) Munich and Leipzig. 1890.

Memoirs on Special Subjects.

- Arber, E. A. N.*, Homœomorphy among Fossil Plants. Geol. Mag., N. S., Dec. IV, Vol. X p. 385. 1903.
- Bommer, C.*, Quelques causes d'erreurs en Paléontologie végétale. Bull. Soc. Belge géol., Proc.-Verb., Vol. XIV p. 41. 1900.
- Lignier, O.*, Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune. Bull. Soc. Linn. Normandie, Ser. 5 Vol. VII p. 93. 1903.
- Nathorst, A. G.*, Nouvelles observations sur des traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme „algues fossiles“. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl., Vol. 21 No. 14. 1885.
- Oliver, F. W.*, Über die neuentdeckten Samen der Steinkohlenfarne. Biol. Centralblatt, Vol. XXV p. 401. 1905. (Contains a full bibliography.)
- Potonié, H.*, Die Metamorphose der Pflanzen im Lichte paläontologischer Tatsachen. Berlin. 1898.
- Saporta, Marquis G. de*, Revue des Travaux de Paléontologie végétale. 1888—1892. Rev. Gen. Bot., Vol. 1 pp. 541, 582, 1889; Vol. V pp. 119, 172, 230, 265, 317, 355, 1893. (Continued by Zeiller; see Zeiller.)
- Scott, D. H.*, The origin of Seed-bearing Plants. A Lecture. Roy. Inst. Great Britain. May 15th. 1903.
- , The early History of Seed-bearing Plants, as recorded in the Carboniferous Flora. (The Wilde Lecture.) Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Vol. 49 pt. III Mem. XII. 1905.
- , What were the Carboniferous Ferns? Journ. Roy. Micr. Soc. for 1905, p. 137. 1905.
- Seward, A. C.*, Fossil Plants as Tests of Climate. Cambridge. 1892.
- , Floras of the Past: their Composition and Distribution. Presid. Addr. Section K. — Rep. Brit. Assoc., Southport (1903), p. 824. 1904.

Zeiller, R., Revue des Travaux de Paléontologie végétale [Begun by Saporta]. Rev. Gen. Bot. (1893—1896), Vol. IX p. 324, 360, 399, 449; 1897; Vol. X p. 26, 69; 1898. (1897—1900), Vol. XIV p. 427, 486, 539; 1902; Vol. XV p. 39, 83, 125, 186, 235, 328, 470; 1903.

Silurian.

a) Petrifications.

Barber, C. A., The structure of Pachytheca. Part I, II. Ann. of Bot., Vol. III p. 141. 1889; Vol. V p. 145. 1890.

Hicks, H., On the Discovery of some Remains of Plants at the base of the Denbighshire Grits near Corwen, N. Wales. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXXVII p. 482. 1881.

[Pachytheca and Psilophyton.]

Hooker, Sir J. D., Pachytheca. Ann. of Bot., Vol. III p. 135. 1889.

See also Devonian Literature.

b) Impressions.

Foerste, A. F., An examination of Glyptodendron, Claypole, and of other so-called Silurian land-plants of Ohio. Amer. Geol., Vol. XII p. 133. 1893.

Lesquereux, L., Land Plants recently discovered in the Silurian Rocks of the United States. Proc. Amer. Phil. Soc., Vol. XVII p. 163. 1878.

[Psilophyton, Annularia, Sphenophyllum, Protostigma.]

Whiteaves, J. F., Descriptions of Eight new species of Fossils from the (Galena) Trenton Limestones of Lake Winnipeg and the Red River Valley. Canad. Rec. Sci., Vol. VI p. 387. 1895. (Chondrites, 3 Specs.)

Devonian.

Impressions and Petrifications.

(Memoirs entirely devoted to petrifications are indicated by **, those in which petrifications as well as impressions are described by *.)

1. Arctic Regions.

Heer, O., Fossile Flora der Bäreninsel. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl., Vol. 9 No. 5. 1871.

Nathorst, A. G., Zur paläozoischen Flora der arktischen Zone. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl., Vol. XXVI No. 4. 1894. Also Jahrb. k. k. geol. Reichsanst., Wien, Vol. XLIV p. 87. 1894.

[Lower Carboniferous plants are also described in this memoir.]

—, Ueber die oberdevonische Flora (die Ursafloa) der Bäreninsel. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, Vol. IV p. 152. 1900.

[Archæopteris, Bothrodendron, Pseudobornia.]

- Nathorst, A. G.*, Zur Oberdevonischen Flora der Bäreninsel. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl., Vol. 36 No. 3. 1902.
 [Archæopteris, Bothrodendron, Sphenopteridium, Cephalotheca gen. n., Codonophyton gen. n. etc. with a list of Devonian Literature.]
 —, Die oberdevonische Flora des Ellesmere-Landes. Rep. 2nd Norwegian Arct. Exped. in the 'Fram'. 1898—1902. No. 1. Kristiania. 1904.
 [Lyginodendron, Archæopteris, Sphenopteridium.]

2. Australia.

- David, T. W. E.*, and *Pittman, E. F.*, On the occurrence of *Lepidodendron australe*? in the Devonian Rocks of New South Wales. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, Vol. III pt. 4 p. 194. 1893.
Dun, W. S., On the occurrence of Devonian Plant-bearing beds on the Genoa River, County of Auckland. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, Vol. V p. 117. 1897.
 [Pecopteris (?), Sphenopteris, Archæopteris and Cordaites.]
Etheridge, R., jun., *Lepidodendron australe* McCoy: its Synonyms and Range in Eastern Australia. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, Vol. II pt. 3 p. 119. 1891.
Feistmantel, O., Geological and Palæontological Relations of the Coal and Plant-bearing Beds of Palæozoic and Mesozoic age in Eastern Australia and Tasmania. Mem. Geol. Surv. N. S. Wales, Palæont., No. 3. 1890.

3. Austria (Bohemia).

- Potonié, H.*, et *Bernard, C.*, Flore Dévonienne de l'Étage H. de Barrande. Syst. Silur. Bohême. Leipzig. 1904.
Stur, D., Die Silur-Flora der Etage H-h, in Böhmen. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Vol. LXXXIV pt. 1 p. 330. 1881.
 [Chauvinia, Barrandeina, Hostinella etc. of Devonian age.]

4. Belgium.

- Crépin, F.*, Description de quelques plantes fossiles de l'étage des Psammites du Condroz (dévonien supérieur). Bull. Acad. roy. Belgique, Ser. II Vol. XXXVIII p. 356. 1874.
 [Psilophyton, Sphenopteris, Palæopteris, Triphyllopteris.]
 —, Observations sur quelques plantes fossiles des dépôts dévoniens etc. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, Vol. XIV p. 214. 1875.
 [Lepidodendron, Filicites, Archæocalamites.]
Gilkinet, A., Sur quelques plantes fossiles de l'Étage du Poudingue de Burnot. (Dévonien inférieur.) Bull. Acad. roy. Belgique, Ser. II Vol. XL p. 139. 1875.
 [Filicites, Lepidodendron.]
 —, Sur quelques plantes fossiles de l'étage des Psammites du Condroz. Bull. Acad. roy. Belgique, Ser. II Vol. XXXIX p. 384. 1875.
 [Psilophyton, Sphenopteris, Palæopteris, Trichomanites.]

5. Canada.

- * *Carruthers, W.*, On the History, Histological Structure, and Affinities of *Nematoptychus Logani*, Carr. (Prototaxites Logani, Dawson) etc. Month. Microsc. Journ., Vol. VIII p. 160. 1872.
 * *Dawson, J. W.*, The Fossil Plants of the Erian (Devonian) and Upper Silurian Formations of Canada. Part I, 1871. Part II, 1882. Geol. Surv. Canada. 1871—1882.

Dawson, J. W., On new Tree Ferns and other Fossils from the Devonian. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXVII p. 269. 1871.

[*Caulopteris*, *Rhachiopteris*, *Neggerathia* etc.]

*—, Notes on new Erian (Devonian) Plants. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXXVII p. 299. 1881.

[*Asteropteris*, *Cyclostigma*, *Celluloxylon*, *Lepidodendron* etc.]

**—, and *Penhallow, D. P.*, *Parka decipiens*. Notes on specimens from the collections of James Reid Esq., etc. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, Vol. IX Sect. IV p. 3. 1891.

***Penhallow, D. P.*, On Nematophyton and allied forms from the Devonian (Erian) of Gaspé and Bay de Chaleurs. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, Vol. VI Sect. IV p. 27. 1888.

[*Nematophyton Loganii*, *N. laxum*, *N. Hicksii*.]

**—, Notes on Devonian plants. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, Vol. VII Sect. IV p. 19. 1889.

[*Nematophyton Hicksii*, *N. crassum*, *Celluloxylon primævum*, *Nematoxylon tenue*, with full specific diagnoses of species of *Nematophyton*.]

**—, *Nematophycus Ortoni* n. sp. Ann. of. Bot., Vol. X p. 41. 1896.

—, vide *Dawson* and *Penhallow*. 1891.

6. Germany.

Piedboeuf, J. L., Ueber die jüngsten Fossilienfunde in der Umgegend von Düsseldorf. Mittheil. Natur. Vereins, Düsseldorf, Heft I p. 105. 1887.

Potonié, H., Die Silur- und die Culm-Flora des Harzes und des Magdeburgischen. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst., N. F., Heft 36. 1901.

***Solms-Laubach, H., Graf zu*, Ueber devonische Pflanzenreste aus den Lenneschiefern der Gegend von Gräfrath am Niederrhein. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanst. for 1894, p. 67.

[*Nematophyton*. A full bibliography is given of papers on *Nematophyton* and *Pachytheca*.]

Weiß, C. E., Zur Flora der ältesten Schichten des Harzes. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanst. for 1884, p. 148. 1885.

[*Knorria*, *Lepidodendron*, *Cyclostigma* and *Calamites* (*Archæocalamites*).]

7. Great Britain and Ireland.

Bailey, W. H., On Fossils from the Upper Old Red Sandstone of Kiltorcan Hill in the County of Kilkenny. Report No. 1. Proc. R. Irish Acad., Ser. 2 Vol. II p. 45. 1875.

***Barber, C. A.*, *Nematophycus Storriei* n. sp. Annals of Bot., Vol. VI p. 329. 1892.

[*N. Loganii*, *N. Storriei* and *N. Hicksii*.]

Etheridge, R., jun., vide *Jack* and *Etheridge*. 1877.

Heer, O., On *Cyclostigma*, *Lepidodendron* and *Knorria* from Kiltorcan. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXVIII p. 169. 1872.

Jack, R. L., and *Etheridge, R., jun.*, On the Discovery of Plants in the Lower Old Red Sandstone of the Neighbourhood of Callander. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXXIII p. 213. 1877.

[*Psilophyton* etc.]

Kidston, R., On the fructification and affinities of *Archæopteris hibernica* Forbes sp. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. IX p. 516. 1888. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 6 Vol. I p. 412. 1888.

Macnair, P., vide *Reid* and *Macnair*. 1896, 1897.

- Peach, C. W.*, Notes on the Fossil Plants found in the Old Red Sandstone of Shetland, Orkney, Caithness, Sunderland and Forfarshire. Trans. Edinb. Geol. Soc., Vol. III pt. 2 p. 148. 1879.
- Reid, J.*, and *Macnair, P.*, On the Genera Lycopodites and Psilophyton of the Old Red Sandstone Formation of Scotland. Trans. Geol. Soc. Glasgow, Vol. X pt. 2 p. 323. 1896.
- —, On the genera Psilophyton, Lycopodites, Zosterophyllum and Parka decipiens of the Old Red Sandstone of Scotland: their affinities and distribution. Trans. Edinburgh Geol. Soc., Vol. VII p. 368. 1899.

8. Russia.

- Schmalhausen, J.*, Ueber devonische Pflanzen aus dem Donetz-Becken. Mém. Com. géol. Russie, Vol. VIII No. 3. 1894.

9. United States of America.

- Nevius, J. N.*, A Fossil Plant from Orange County. 52nd Ann. Rep. New York State Mus. Albany (LII), pt. 1 p. R99. 1900.
- **Newberry, J. S.*, Devonian plants from Ohio. Journ. Cincinnati Soc. Nat. Hist., Vol. XII p. 48. 1889.
- [Caulopteris, Dadoxylon, Sphenophyllum, Lepidodendron.]

Lower Carboniferous (Culm).

a) Petrifications.

- Renault, B.*, et *Roche, A.*, Sur une nouvelle Diploxylée. Bull. Soc. hist. nat. d'Autun, Vol. X p. 633. 1897.
- [Diploxyton (Syringodendron) esnostense.]
- Scott, D. H.*, On the Structure and Affinities of Fossil Plants from the Palæozoic Rocks. Part I. On Cheirostrobus, a new type of Fossil Cone from the Lower Carboniferous Strata (Calciferos Sandstone Series). Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. 189 B p. 1. 1898.
- [See also under Upper Carboniferous and Permian.]
- , On the Primary Structure of certain Palæozoic Stems with the Dadoxylon type of wood. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XL pt. 2 p. 331. 1902.
- [Calamopitys, Pitys and Dadoxylon.]
- Seward, A. C.*, and *Hill, A. W.*, On the Structure and Affinities of a Lepidodendroid Stem, from the Calciferous Sandstone of Dalmeny, Scotland, possibly identical with Lepidophloios Harcourtii (Witham). Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXIX pt. IV p. 907. 1900.
- Solms-Laubach, H.*, *Graf zu*, Ueber die in den Kalksteinen des Kulm von Glätzisch-Falkenberg in Schlesien enthaltenen strukturbietenden Pflanzenreste. Pts. I—III. Botan. Zeitung, Vol. L; 1892; Vol. LI p. 197; 1893; Vol. LV p. 219; 1897.
- [Structure of Zygopteris, Lepidodendron, Protopytis, Archæocalamites etc.]
- , Ueber die seinerzeit von Unger beschriebenen strukturbietenden Pflanzenreste des Unterculm von Saalfeld in Thüringen. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst., N. F., Heft 23. 1896.
- [Cladoxylon, Calamopitys, and many other genera.]

Williamson, W. C., On the organization of the Fossil Plants of the Coal Measures. 1871—1893.

[See below under Upper Carboniferous and Permian. A. Special Studies.

a) Petrifactions.]

b) Impressions.

1. Arctic Regions.

Heer, O., Flora fossilis arctica: Die fossile Flora der Polarländer. Zürich. Vol. 1—7. 1868—1883.

—, Beiträge zur Steinkohlenflora der arktischen Zone. Flora foss. Arct., Vol. 3 No. 1. 1875.

Nathorst, A. G., Zur paläozoischen Flora der arktischen Zone. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl., Vol. XXVI No. 4. 1894. See also Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. Wien, Vol. XLIV p. 87. 1894.

[This Memoir also deals with Devonian plants.]

2. Argentina.

Szajnocha, L., Über einige carbone Pflanzenreste aus der Argentinischen Republik. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien (Math.-Nat. Kl.), Vol. C pt. 1 p. 203. 1891.

3. Australia.

Dun, W. S., On the Occurrences of a Cyclopterid Fern, closely allied to the European Cardiopteris polymorpha, Goepp. etc. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, Vol. VI pt. 2 p. 107. 1899.

Feistmantel, O., See the memoir by Dun, quoted above.

Tenison-Woods, J. E., A Fossil Plant Formation in Central Queensland. Journ. and Proc. Roy. Soc. N. S. Wales, Vol. XVI for 1882 p. 179. 1883.

[Lepidodendron, Cyclostigma and Calamites.]

4. Austria.

Kerner, F. v., Neuer Pflanzenfund im mährisch-schlesischen Dachschiefergebiete. Verh. k. k. geol. Reichsanst. Wien, for 1898 p. 333.

Stur, D., Die Culm-Flora des mährisch-schlesischen Dachschiefers. Abhandl. k. k. geol. Reichsanstalt Wien, Vol. VIII. 1875—1877.

5. France.

Vaffier, A., Étude géologique et paléontologique du Carbonifère inférieur du Maconnais. Annal. Univ. Lyon, Sci. Med., N. S. I fasc. 7. 1901. Vide also Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CXXV p. 262. 1897.

6. Germany.

Frech, F., Ueber tektonische Veränderungen in der Form untercarbonischer Calamarien. Neues Jahrb. für Mineral. für 1899. I. (Brief-Mitt.)

Fritsch, K. v., Pflanzenreste aus Thüringen Culm-Dachschiefer. Zeitschrift für Naturwiss., Vol. LXX p. 79. 1897.

[Sphenopteris, Archæopteris, Cardiopteris, Odontopteris etc.]

- Leyh, C. F.*, Beiträge zur Kenntniss des Paläozoicum der Umgegend von Hof a. Saale. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch., Vol. XLIX p. 504. 1897.
- Rothpletz, A.*, Die Flora und Fauna der Culmformation bei Hainichen in Sachsen. Botan. Centralbl., Vol. III. Gratis-Beilage. 1880.
- Sterzel, T.*, Über die Flora und das geologische Alter der Kulmformation von Chemnitz-Hainichen. IX. Ber. Nat. Gesellsch. Chemnitz, p. 181. 1884.
- Weiß, C. E.*, Beitrag zur Culm-Flora von Thüringen. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanst. Berlin für 1883, p. 81. 1884.
[Lophoctenium, Archaeopteris etc.]

7. Great Britain.

- Kidston, R.*, On a new Species of Lycopodites Goldenberg (L. Stockii) from the Calcareous Sandstone Series of Scotland. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 5 Vol. XIV p. 111. 1884.
- Kidston, R.*, On the Occurrence of Lycopodites (Sigillaria) Vanuxemi, Göppert, in Britain, with remarks on its affinities. Journ. Linn. Soc. London. Bot., Vol. XXI p. 560. 1885.
- , On the Fructification of some Ferns from the Carboniferous Formation. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXIII pt. 1 p. 137. 1887.
[This memoir also includes Upper Carboniferous Ferns.]
- , On some Fossil Plants from Teilia Quarry, Gwaenysgor, near Prestatyn, Flintshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXV pt. II p. 419. 1889.
- , On the affinities of the genus Pothocites, Paterson; with the Description of a Specimen from Glencartholm, Eskdale. Trans. Bot. Soc. Edinburgh, Vol. XVI p. 28. 1889.
[Fruit of Archaeocalamites.]
- , On some New Species of Fossil Plants from the Lower Carboniferous Rocks of Scotland. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. XII p. 258. 1894.
[Plumatopteris gen. n., Rhacopteris, Sigillaria etc.]
- , The Fossil Plants of the Carboniferous Rocks of Canonbie, Dumfriesshire etc. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XL pt. 4 p. 741. 1903.
[Contains a full list of the N. of England Lower Carboniferous plants, as well as descriptions of Upper Carboniferous Species.]
- Peach, C. W.*, On the Circinate Veneration, Fructification, and Varieties of Sphenopteris affinis, and on Staphylopteris (?) Peachii of Etheridge and Balfour, etc. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXXIV p. 131. 1878.
- , On Fossil Plants from the Calcareous Sandstone around Edinburgh. Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh, Vol. XIII p. 46. 1879.

8. Russia.

- Schmalhausen, J.*, Die Pflanzenreste der Steinkohlenformation am östlichen Abhange des Ural-Gebirges. Mém. Acad. Imper. Sci. St. Pétersbourg, Ser. 7 Vol. XXXI No. 13. 1883.
- Zalëbky, M.*, Pflanzenreste aus dem unteren Karbon des Msta Bassins. Verhandl. k. russ. Min.-Ges., Vol. XLII Lief. 2 p. 315. 1905.
[In Russian, with a short resumé in German. Archaeocalamites, Lepidodendron, Sigillaria, and Boroviczia gen. n., etc.]
- , Über Früchte aus den Unterkarbonablagerungen des Mstabeckens in Nord-Rußland. Bull. Acad. Imper. Sci. St. Pétersbourg, Vol. XXII p. 113. 1905.
[Boroviczia.]

9. United States of America.

- White, D.**, A new Tæniopteroid fern and its Allies. Bull. Geol. Soc. America, Vol. IV p. 119. 1893.
 [Tæniopteris missouriensis.]
- , The Pottsville Series along New River, West Virginia. Bull. Geol. Soc. America, Vol. VI p. 305. 1895.
- , The Stratigraphical Succession of the Fossil Floras of the Pottsville Formation etc. 20th Ann. Report. U. S. Geol. Surv., pt. II p. 749. 1900.
- , The Seeds of Aneimites. Smithsonian Miscel. Collect., Vol. XLVII pt. 3 p. 322. 1904.
 [For other Literature on Lower Carboniferous fossils see the papers marked with a † in the next Section under 'Special Studies'; b) Impressions.]

Upper Carboniferous and Permian of the Northern Hemisphere.

A. Special Studies.

a) Petrifications.

(In some of these memoirs, impressions are also described and figured.)

1. Various groups, and organs of unknown affinity.

- Bertrand, C. E.**, Premières observations sur les nodules du terrain houiller d'Hardinghen. Ass. franç. l'avan. Sci., 28e Sess., Boulouge-sur-Mer (1899), pt. I p. 246; pt. II p. 388. 1900.
- Binney, E. W.**, Observations on the Structure of Fossil Plants found in the Carboniferous Strata. Part I: Calamites and Calamodendron. 1868. Part II: Lepidostrobus. 1871. Part III: Lepidodendron. 1872. Part IV: Sigillaria and Stigmara. 1875. Palæontograph. Soc. 1868—1875.
 [Also a few important impressions.]
- Brongniart, A.**, Recherches sur les graines fossiles silicifiées. Paris. 1881.
- Dawson, J. W.**, On the Structure and Affinities of Sigillaria, Calamites and Calamodendron. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XXVII p. 147. 1871.
- Felix, J.**, Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbon-Pflanzen. Abhandl. geol. Specialk. Preuß., Vol. VII Heft 3. 1886—1887.
- , Untersuchungen über den inneren Bau westfälischer Carbonpflanzen. 2 Stuck. Földt-Közl., Vol. XXVI p. 165. 1896.
 [Continuation of previous paper (Calamodendreae, Dadoxylon, Diploxylon etc.)]
- Oliver, F. W.**, The Ovules of the Older Gymnosperms. Ann. of Bot., Vol. XVII p. 451. 1903.
 [Stephanospermum, Cardiocarpus, Lagenostoma and other seeds, recent and fossil.]
- , On the Structure and Affinities of Stephanospermum, Brongniart, a Genus of Fossil Gymnosperm seeds. Trans. Linn. Soc. London, Ser. 2, Bot., Vol. VI Pt. 8 p. 361. 1904.
- , Notes on Trigonocarpus and Polylophospermum. New Phytologist, Vol. III p. 96. 1904.

Renault, B., Structure comparée de quelques tiges de la Flore carbonifère. *Nouv. Arch. Mus. d'hist. nat. Paris*, Ser. 2 Vol. II p. 213. 1879.

[Chiefly Upper Carboniferous and Permian *Lepidodendræ*, *Sigillariæ*, *Poroxylon* and *Cordaiteæ*.]

Scott, D. H., On the Structure and Affinities of Fossil Plants from the Palæozoic Rocks. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 1898—1905. Part 2: On *Spencerites*, a new genus of Lycopodiaceous Cones from the Coal Measures etc., Vol. 189B p. 83. 1898. Part 3: On *Medullosa anglica*, a new representative of the Cycadofilices, Vol. 191B p. 81. 1899. Part 4: The Seed-like Fructification of *Lepidocarpon*, a genus of Lycopodiaceous cones from the Carboniferous Formation, Vol. 194B p. 291. 1901. Part 5: On a new Type of Sphenophyllaceous Cone (*Sphenophyllum fertile*) from the Lower Coal Measures, Vol. 198B p. 17. 1905.

[See also under Lower Carboniferous.]

—, vide **Williamson** and **Scott**. 1894—1896.

Seward, A. C., Notes on the Binney Collection of Coal Measure Plants. Part I: *Lepidophloios*. Part II: *Megaloxylon* gen. nov. *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, Vol. X pt. III p. 137. 1899.

Williamson, W. C., On the Organization of the Fossil Plants of the Coal Measures. Pts. I—XIX. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 1871—1893. Part I Vol. CLXI p. 477, 1871; Parts II, III Vol. CLXII pp. 197, 283, 1872; Part IV Vol. CLXIII p. 377, 1873; Parts V, VI Vol. CLXIV pp. 41, 675, 1874; Part VII Vol. CLXVI p. 1, 1876; Part VIII Vol. CLXVII p. 213, 1877; Part IX Vol. CLXIX p. 319, 1878; Part X Vol. CLXXI p. 493, 1880; Part XI Vol. CLXXII p. 283, 1881; Part XII Vol. CLXXIV p. 459, 1883; Part XIII Vol. CLXXVIII p. 289, 1887; Part XIV Vol. CLXXIX B p. 47, 1888; Parts XV, XVI Vol. CLXXX B pp. 155, 195, 1889; Part XVII Vol. CLXXXI B p. 89, 1890; Part XVIII Vol. CLXXXII B p. 255, 1891; Part XIX Vol. CLXXXIV B p. 1, 1893.

—, General, Morphological, and Histological Index to the Author's Collective Memoirs on the Fossil Plants of the Coal Measures. Parts I—III. 1891—1894. *Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, Ser. 4 Vol. IV p. 53, 1891; Vol. VII p. 91, 1893; Vol. VIII p. 54, 1894.

—, and **Scott, D. H.**, Further observations on the organization of the fossil plants of the Coal Measures. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 1894—1896. Part I: *Calamites*, *Calamostachys*, *Sphenophyllum*, Vol. 185B p. 863. 1894. Part II: The Roots of *Calamites*, Vol. 186B p. 683. 1895. Part III: *Lyginodendron* and *Heterangium*, Vol. 186B p. 703. 1896.

2. Bacteria, Algæ, Fungi and Bryophyta.

Bertrand, C. E., Conférences sur les Charbons de Terre. I: Les Boghead à algues. *Mém. Soc. Belge. Géol.*, Vol. VII p. 45. 1893.

—, and **Renault, B.**, *Pila Bibractensis*, et le Boghead d'Autun. *Bull. Soc. hist. nat. d'Autun*, Vol. V p. 159. 1892.

Renault, B., Communication sur quelques Bactéries des temps primaires. *Bull. Soc. hist. nat. d'Autun*, Vol. VII p. 433. 1895.

—, Recherches sur les Bactériacées fossiles. *Ann. Sci. nat.*, Ser. 8, Bot., Vol. II p. 275. 1896.

[Palæozoic, Mesozoic and Tertiary Bacteria.]

—, Houille et Bactériacées. *Bull. Soc. hist. nat. d'Autun*, Vol. IX p. 475. 1896.

—, Les Bactériacées de la houille. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Vol. CXXIII p. 953. 1896.

—, Bogheads et Bactériacées. *Bull. Soc. hist. nat. d'Autun*, Vol. X p. 433. 1897.

- Renault, B.**, Du rôle de quelques Bactériacées fossiles du point de vue géologique. Compt. Rend. Congrès. géol. intern. France, VIII^e Sess. p. 646. 1900.
- , Sur quelques Algues fossiles des terrains anciens. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. 136 p. 1340. 1903.
[Reinschia, Pila.]
- , Sur quelques nouveaux champignons et algues fossiles de l'époque houillère. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. 136 p. 904. 1903.
- , and **Zeiller, R.**, Sur des Mousses de l'époque houillère. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. 100 p. 660. 1885.
- , vide **Bertrand and Renault**. 1892.
- Weiss, F. E.**, A Mycorrhiza from the Lower Coal Measures. Ann. of Bot., Vol. XVIII. 1904.

3. Pteridophyta: — Equisetales and Sphenophyllales.

- Butterworth, J.**, On the leaf-sheath surrounding the Nodes of some of the Calamites of the Lancashire Coal Measures. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Vol. XLIII Mem. 2. 1899.
- Cash, W.**, On the fossil fructifications of the Yorkshire Coal Measures. No. 1: Calamostachys. Proc. Yorks. Geol. and Polyt. Soc., Vol. IX p. 435. 1888.
[Calamostachys Binneyana, C. Casheana.]
- Hick, T.**, Calamostachys Binneyana, Schimp. Proc. Yorks. Geol. and Polyt. Soc., Vol. XII p. 279. 1893.
- , On the primary structure of the stem of Calamites. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 4 Vol. VIII p. 158. 1894.
- Jeffrey, E. C.**, Infranodal organs in Calamites and Dicotyledons. Ann. of Bot. Vol. XV p. 135. 1901.
- Maslen, A. J.**, The relation of Root to Stem in Calamites. Ann. of Bot., Vol. XIX p. 61. 1905.
- Renault, B.**, Recherches sur l'organisation des Sphenophyllum et des Annularia. Ann. Sci. nat. Bot., Ser. V Vol. XVIII p. 5. 1873.
[Sphenophyllum Stephense, Annularia longifolia.]
- , Recherches sur les végétaux fossiles du genre Astromyelon. Ann. Sci. Geol. (Mem. 2), Vol. XVI. 1885.
- , Nouvelles Recherches sur le genre Astromyelon. Mém. Soc. Sci. nat. Saône-et-Loire, Vol. VI fasc. 2 p. 90. 1886.
- Solms-Laubach, H., Graf zu**, Bowmanites Römeri, eine neue Sphenophylleen-Fructification. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. Wien, Vol. XLV p. 225. 1895.
- Williamson, W. C.**, On a New Form of Calamitean Strobilus from the Lancashire Coal Measures. Mem. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 3 Vol. IV p. 248. 1871.
- , On the Structure of the Woody zone of an undescribed form of Calamite. Mem. Manchester Lit. and Phil. Soc., Ser. 3 Vol. IV p. 155. 1871.

4. Filicales, Cycadofilices and Pteridospermeæ.

- Arber, E. A. N.**, On the Roots of Medullosa anglica. Ann. of Bot., Vol. XVII p. 425. 1903.
- Benson, M.**, Telangium Scotti, a new species of Telangium (Calymmatotheca) showing structure. Ann. of Bot., Vol. XVIII p. 161. 1904.
[Includes a discussion on the phylogeny of the seed.]
- Butterworth, J.**, Further Research on the Structure of Psaronius, a tree fern of the Coal Measures. Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., Vol. XLIII Mem. 2. 1899.

- Goeppert, H. R., and Stenzel, G.,** Die Medullosæ. *Paleontographica*, Vol. XXVIII Lief. 3. 1881.
 [Medullosa stellata, M. Leuckarti and M. Ludwigii.]
- Hick, T.,** On Kaloxylon Hookeri, Will. and Lyginodendron Oldhamium Will. *Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, Ser. 4 Vol. IX p. 109. 1895.
- Oliver, F. W.,** On a Vascular Sporangium from the Stephanian of Grand'Croix. *New Phytologist*, Vol. I p. 60. 1902.
- , and **Scott, D. H.,** On the Structure of the Palæozoic Seed Lagenostoma Lomaxi, with a statement of the evidence upon which it is referred to Lyginodendron. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, Vol. 197 B p. 193. 1904.
- Renault, B.,** Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun. II.: Étude du genre Myelopteris. *Mém. Sav. étr. Acad. sc.*, Vol. XXII No. 10. 1876.
- , Sur les pétioles des Alethopteris. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Vol. XCIV p. 1737. 1882.
- , Note sur la famille des Botryopteridées. *Bull. Soc. hist. nat. d'Autun*, Vol. IV p. 348. 1891.
- , Sur quelques Fougères hétérosporiées. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Vol. 133 p. 648. 1901.
- Rudolph, K.,** Psaronien und Marattiaceen, vergleichend-anatomische Untersuchung. *Denkschr. Math.-Natur. Kl. K. Akad. Wissensch. Wien*, Vol. 78. 1905—1906.
- Schenk, A.,** Über Medullosa elegans. *Engler's Bot. Jahrb.*, Vol. III p. 156. 1882.
- Scott, D. H.,** The Sporangia of Stauropteris Oldhamia, Binney (Rachiopteris Oldhamia Will.). *New Phytologist*, Vol. IV p. 114. 1905.
- , Germinating Spores in a Fossil Fern Sporangium. *New Phytologist*, Vol. III p. 18. 1904.
- , vide **Oliver and Scott.** 1904.
- Seward, A. C.,** On Rachiopteris Williamsoni sp. nova, a new Fern from the Coal Measures. *Ann. of Bot.*, Vol. VIII p. 207. 1894.
- , A Contribution to our knowledge of Lyginodendron. *Ann. of Bot.*, Vol. XI p. 65. 1897.
 [Lyginodendron robustum.]
- , On the Genus Myeloxylon (Brong.). *Ann. of Bot.*, Vol. VII p. 1. 1893.
- Solms-Laubach, H., Graf zu,** Ueber Medullosa Leuckarti. *Botan. Zeitung*, Vol. LV p. 175. 1897.
- Stenzel, G.,** Die Gattung Tubicaulis. *Cotta. Mitt. k. min.-geol. u. prähist. Mus. Dresden*, Heft 8. 1889.
 [Tubicaulis, Asterochlæna, Zygopteris.]
- , vide **Goeppert and Stenzel.** 1881.
- Sterzel, J. T.,** vide **Weber and Sterzel.** 1896.
- Weber, O., and Sterzel, J. T.,** Beiträge zur Kenntniss der Medulloseen. XIII. Ber. *Nat. Gesellsch. Chemnitz*, p. 44. 1896.

5. Lycopodiales.

- Benson, M.,** A new Lycopodiaceous Seed-like organ. *New Phytologist*, Vol. I p. 58. 1902.
- Berridge, E. M.,** On two new specimens of Spencerites insignis. *Ann. of Bot.*, Vol. XIX p. 273. 1905.
- Bertrand, C. E.,** Remarques sur le Lepidodendron Hartcourtii de Witham. *Trav. and Mém. Fac. Lille*, Vol. II Mem. 6. 1891.
- , Sur une nouvelle Centradesmide de l'époque houillère. *Ass. franç. l'avanc. Sci.*, Sess. 23, Caen (1894), pt. 1 p. 163, pt. 2 p. 588. 1895.
 [Miadesmia.]

- Bertrand, C. E.**, On the structure of the stem of a ribbed *Sigillaria*. *Ann. of Bot.*, Vol. XIII p. 607. 1899.
- Bower, F. O.**, On the Structure of the Axis of *Lepidostrobus Brownii* Schpr. *Ann. of Bot.*, Vol. VII p. 329. 1893.
- Carruthers, W.**, On the Structure of the Stems of the arborescent Lycopodiaceæ of the Coal Measures. *Month. Microsc. Journ.*, Vol. II p. 177. 1869; Vol. III p. 144. 1870.
[*Lepidodendron* and *Ulodendron*.]
- Grand'Eury, C.**, vide **Renault** and **Grand'Eury**. 1876.
- Hovelacque, M.**, Recherches sur le *Lepidodendron selaginoides* Sternb. *Mém. Soc. Linn. Normandie*, Vol. XVII pt. 1. 1892.
- Kidston, R.**, On the internal Structure of *Sigillaria elegans* of Brongniart's "Histoire des Végétaux fossiles". *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XLI pt. III p. 533. 1905.
[A ribbed *Sigillaria* of the Favularian type.]
- Maslen, A. J.**, The structure of *Lepidostrobus*. *Trans. Linn. Soc. London*, Ser. 2, Bot., Vol. V pt. II p. 357. 1899.
- Potonié, H.**, Ueber ein Stammstück von *Lepidophloios macrolepidotus* Goldenberg (1862) mit erhaltener Structur. *Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, Vol. XLV p. 330. 1893.
- Renault, B.**, and **Grand'Eury, C.**, Recherches sur les végétaux silicifiés d'Autun. I.: Etude du *Sigillaria spinulosa*. *Mém. sav. étr. Acad. sc.*, Vol. XXII No. 9. 1876.
- Solms-Laubach, H.**, **Graf zu**, Ueber *Stigmariopsis*, **Grand'Eury**. *Dames und Kayser, Palæontolog. Abhandl.*, N. F., Vol. II pt. 5. 1894.
- Weiss, F. E.**, A biseriate Halonial branch of *Lepidophloios fuliginosus*. *Trans. Linn. Soc. London*, Ser. 2, Bot., Vol. VI pt. 4 p. 217. 1903.
- , On *Xenophyton radiculosum* (Hick) and on a Stigmarian Rootlet probably related to *Lepidophloios fuliginosus* (Williamson). *Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, Vol. XLVI pt. III No. 9. 1902.
- , The Vascular Branches of Stigmarian rootlets. *Ann. of Bot.*, Vol. XVI p. 559. 1902.
- Williamson, W. C.**, A Monograph on the morphology and histology of *Stigmaria ficoides*. *Palæontograph. Soc.* 1887.

6. Gymnospermæ: — Cordaitales, Poroxylon, Coniferales.

- Bertrand, C. E.**, Remarques sur la structure des grains de pollen de Cordaïtes. *Ass. franç. l'avan. Sci.*, Sess. 27, Nantes (1898), pt. II p. 436. 1899.
- Bertrand, C. E.**, and **Renault, B.**, Recherches sur les Poroxylons, Gymnospermis fossiles du terrain houiller supérieur. *Rev. Bot. Mens. — Arch. Bot. Nord France*, Vol. III No. 35 p. 243, No. 36 p. 257; Vol. IV No. 37 p. 289, No. 48 p. 321; Vol. 5 No. 49 p. 353. 1886—1887.
- Gothan, W.**, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. *Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst.*, N. F., Heft 44. 1905.
[*Dadoxylon*, *Araucarioxylon* etc.]
- Knowlton, F. H.**, A revision of the genus *Araucarioxylon* of Kraus etc. *Proc. U. S. Nat. Hist. Mus.*, Vol. XII p. 601. 1890.
[Fossil woods assigned to *Cordaïtes*, *Dadoxylon* and *Araucarioxylon*.]
- Penhallow, D. P.**, Notes on the North American Species of *Dadoxylon* etc. *Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada*, Ser. 2 Vol. VI Sect. IV p. 51. 1900.
[*Cordaïtes*, *Dadoxylon* etc., with a synopsis of species of *Cordaïtes*.]

- Renault, B.*, Note sur le genre *Métacordaite*. Bull. Soc. hist. nat. d'Autun, Vol. IX, Proc.-Verb., p. 90. 1896.
- , vide *Bertrand* and *Renault*. 1886—1887.
- Scott, D. H.*, On the Primary Structure of Certain Palæozoic Stems with the Dadoxylon type of Wood. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XL pt. 2 p. 331. 1902.
- Sterzel, J. T.*, Gruppe verkieselter Araucaritenstämme aus dem versteinerten Rothliegend-Walde von Chemnitz-Hilbersdorf. XIV. Ber. Nat. Gesellsch. Chemnitz, p. 14. 1900.
- , Ein verkieselter Riesenbaum aus dem Rothliegenden von Chemnitz. XV. Ber. Nat. Gesellsch. Chemnitz. 1904.

b) Impressions.

(In the memoirs indicated by a *, petrifications are also described; in those which are indicated by a †, Lower Carboniferous plants are also included.)

1. Various groups, and organs of unknown affinity.

- Kidston, R.*, On the Fossil Flora of the Yorkshire Coal Field. 1st Paper. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVIII pt. II p. 203. 1896. 2nd Paper. Ibid., Vol. XXXIX pt. 1 p. 33. 1897.
- [1st Paper on *Dactylothea plumosa* (Artis), 2nd Paper on *Sigillaria* and *Sigillariostrobus*.]
- *† *Kidston, R.*, Carboniferous Lycopods and Sphenophylls. Trans. Nat. Hist. Soc. Glasgow, N. S., Vol. VI pt. 1 p. 25. 1901.
- Potonié, H.*, Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzenreste der palæozoischen und mesozoischen Formationen. Lief. I, II. K. preuß. geol. Landesanst. Berlin. 1903—1904.
- Sellards, E. H.*, *Odonothea*, a new type of Spore-Bearing Organ from the Coal Measures. Amer. Journ. Sci., Vol. XVI p. 87. 1903.
- Sterzel, J. T.*, Über einige neue Fossilreste. XV. Ber. Natur. Gesellsch. Chemnitz, p. LXIX. 1904.
- [*Sphenophyllum* (*Trizygia*) *costæ*, *Sphærococcites dyadicus*.]

2. Pteridophyta: — Equisetales and Sphenophyllales.

- Fischer, E.*, Einige Bemerkungen über die Calamarien-Gattung *Cingularia*. Mitt. Naturforsch. Gesellsch. Bern, p. 1. 1893.
- † *Geinitz, H. B.*, Die Calamarien der Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Dresdener Museum. Mitt. k. miner.-geol. u. præhist. Mus. Dresden, Heft XIV. 1898.
- [*Archæocalamites*, *Calamites*, *Calamitea*, *Sphenophyllum* etc.]
- Kidston, R.*, On a new Species of Calamite from the Middle Coal-measures (Eucalamites (*Calamites*) *britannicus*, Weiss M. S. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 6 Vol. II p. 129. 1888.
- , On the Fructification of *Sphenophyllum trichomosum* Stur., from the Yorkshire Coal Field. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, Vol. XI p. 56. 1891.
- , On the Occurrence of the Genus *Equisetum* (*E. Hemingwayi*, Kidston) in the Yorkshire Coal Measures. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 6 Vol. IX p. 138. 1892.

- Potonié, H.*, Aeußerer Bau der Blätter von *Annularia stellata* (Schlotheim) Wood etc. Verhandl. bot. Verein. Prov. Brandenburg, Vol. XXXIV p. XXIV. 1893.
- , Ueber die Stellung der Sphenophyllaceen im System. Ber. deutsch. bot. Gesellsch., Vol. XII p. 97. 1894.
- Sterzel, J. T.*, Ueber die Fruchtföhren von *Annularia sphenophylloides*, Zenker sp. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch., Vol. XXXIV p. 685. 1882.
- Zeiller, R.*, Étude sur la constitution de l'appareil fructificateur des Sphenophyllum. Mém. Soc. Géol. France, Ser. 3 Vol. IV Mém. No. 11. 1893.
- Weiß, C. E.*, Beiträge zur fossilen Flora. Steinkohlen-Calamarien, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fructification. Parts I und II. Abhandl. geol. Spezialkarte v. Preußen u. d. Thüring. Staaten, Vol. II pt. 1. 1876; Vol. V pt. 2. 1884.

3. Filicales, Cycadofilices, Pteridospermeæ.

- Arber, E. A. N.*, On some New Species of *Lagenostoma*, a type of Pteridospermous Seed from the Coal Measures. Proc. Roy. Soc. London, Vol. B 76 p. 245. 1905.
[*Lagenostoma Kidstoni* and *L. Sinclairi*.]
- Grand'Eury, C.*, Sur les graines des Névroptéridées. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CXXXIX p. 782. 1904.
[Association of seeds with *Neuropteris*, *Alethopteris*, *Callipteridium*, *Odontopteris* etc.]
- , Sur les graines trouvées attachées au *Pecopteris Pluckeneti* Schlot. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CXL p. 920. 1905.
- Kidston, R.*, On the fructification of *Eusphenopteris tenella* and *Sphenopteris microcarpa*. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. VII p. 129. 1883.
- Kidston, R.*, On *Sphenopteris crassa* L. and H. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. VII p. 235. 1883.
- , On the Fructification of *Zeilleria* (*Sphenopteris*) *delicatula* Sternb. sp., with Remarks on *Urnatopteris* (*Sphenopteris*) *tenella* Brongt., and *Hymenophyllites* (*Sphenopteris*) *quadridactylites* Gutbier sp. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. XL p. 590. 1884.
- † —, On the Fructification of some Ferns from the Carboniferous Formation. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXIII pt. 1 p. 137. 1887.
[*Calymmatotheca*, *Zeilleria*, *Neuropteris*, *Alcicornopteris* and *Sorocladus*.]
- , On the Fructification of two Coal-measure Ferns. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. IX p. 510. 1888. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 6 Vol. 2 p. 22. 1888.
[*Crossotheca* and *Cyclothea*.]
- † —, On the Fructification and Internal Structure of Carboniferous Ferns in their Relation to those of Existing Genera, with Special Reference to British Palaeozoic Species. Trans. Geol. Soc. Glasgow, Vol. IX pt. 1 p. 1. 1889.
- , On the Fructification of *Neuropteris heterophylla* Brongniart. Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. 197 B p. 1. 1904.
[*Rhabdocarpus*, the seed of *Neuropteris heterophylla*.]
- , Preliminary Note on the Occurrence of Microsporangia in Organic Connection with the Foliage of *Lyginodendron*. Proc. Roy. Soc. London, Vol. B 76 p. 358. 1905.
- Potonié, H.*, Ueber einige Carbon Farne. Theil I—IV. 1889—1892. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanst. for 1889 p. 21, for 1890 p. 11, for 1891 p. 1, for 1892 p. 1.
- , Zur Physiologie und Morphologie der fossilen Farn-Aphlebien. Ber. deutsch. bot. Gesellsch., Vol. XXI pt. 3 p. 152. 1903.
- Sellards, E. H.*, A new genus of Ferns from the Permian of Kansas. Bull. Univ. Kansas, Vol. I No. 4 = Kansas Univ. Quart. (Vol. IX No. 3), p. 179. 1900.
[*Glenopteris*]

- Sellards, E. H.*, On the fertile fronds of *Crossothea* and *Myriothea*, and on the spores of other Carboniferous ferns, from Mazon Creek, Illinois. *Amer. Journ. Sci.*, Vol. XIV p. 195. 1902.
- Sterzel, J. T.*, Neuer Beitrag zur Kenntniss von *Dicksoniites Pluckeneti* Brongniart sp. *Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, Vol. XXXVIII p. 773. 1886.
- † *Zeiller, R.*, Fructifications de Fougères du terrain houiller. *Ann. sci. nat.*, Ser. VI, Bot., Vol. XVI p. 177. 1883.
[*Crossothea*, *Calymmatothea*, *Renaultia*, *Myriothea*, *Senftenbergia*, *Oligocarpa*, *Diplothmena*, *Grand'Eurya*, *Hymenophyllites*.]

4. Lycopodiales.

- Dawson, J. W.*, On the Genus *Lepidophloios* as illustrated from the Coal Formation of Nova Scotia and New Brunswick. *Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada*, Ser. 2 Vol. III Sect. IV p. 57. 1897.
- *† *Fischer, F.*, Zur Nomenclatur von *Lepidodendron* und zur Artkritik dieser Gattung. *Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst.*, N. F., Heft 39. 1904.
- † *Geinitz, H. B.*, Ueber einige Lycopodiaceen aus der Steinkohlenformation. *Mitt. k. miner.-geol. u. prähist. Mus. Dresden*, Heft IX. 1890.
[*Halonina*, *Lepidodendron* etc.]
- Grand'Eury, C.*, Développement souterrain, semences, et affinités des Sigillaires. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Vol. CVIII p. 879. 1889.
[*Stigmaria*.]
- Heer, O.*, Ueber *Sigillaria Preuriana*, Roemer. *Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch.*, Vol. XXXIV p. 639. 1882.
- † *Kidston, R.*, On the Relationship of *Ulodendron*, *Lindley* and *Hutton*, to *Lepidodendron*, *Sternberg*, *Bothrodendron*, *Lindley* and *Hutton*, *Sigillaria*, *Brongniart* and *Rhytidodendron*, *Boulay*. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, Ser. 5 Vol. XVI pp. 123, 162, 239. 1885.
- , On some new or little-known Fossil Lycopods from the Carboniferous Formation. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb.*, Vol. VIII p. 415. 1885. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, Ser. 5 Vol. 15 p. 357. 1885.
[*Sigillaria* and *Lepidodendron*.]
- † —, On *Lepidophloios*, and on the British species of the Genus. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. XXXVII pt. 3 p. 539. 1893.
[Monograph of the British impressions, with detailed bibliography.]
- , On *Sigillaria Brardii*, Brongn. and its variations. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb.*, Vol. XIII p. 233. 1896.
[Contains a complete synonymy.]
- *† *Koehne, W.*, Sigillarienstämme, Unterscheidungsmerkmale, Arten, Geologische Verbreitung etc. *Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst.*, N. F., Heft 43. 1904
- Sterzel, J. T.*, vide *Weiss* and *Sterzel*. 1893.
- Weiss, E.*, Die Sigillarien der preussischen Steinkohlengebiete. I.: Die Gruppe der Favularien. *Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst.*, Vol. VII. 1887.
- Weiss, E.*, and *Sterzel, J. T.*, Die Sigillarien der preussischen Steinkohlen- und Rothliegenden-Gebiete. II.: Die Gruppe der Subsigillarien. *Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst.*, N. F., Heft 2. 1893.
- White, D.*, *Omphalophloios*, a new *Lepidodendron* type. *Bull. Geol. Soc. America*, Vol. IX p. 329. 1898.
- Zalessky, M.*, Sur quelques Sigillaires recueillis dans le terrain houiller du Donetz. *Mém. Com. géol. Russie*, Vol. XVII No. 3. 1902.
[In Russian and French.]

Zeiller, R., Cônes de fructification de Sigillaires. Ann. Sci. nat., Ser. 6, Bot., Vol. XIX p. 256. 1884.

[Sigillariostrobus, 4 spec.]

—, Sur les Variations de formes du Sigillaria Brardi, Brongniart. Bull. Soc. géol. France, Ser. III Vol. XVII p. 603. 1889.

—, Sur une Sélaginellée du terrain houiller de Blanzy. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CXXX p. 1076. 1900.

[Fructification of Lycopodites Suissei.]

5. Gymnospermæ: — Cordaitales, Cycadales and Coniferales etc.

Ami, H. M., On the occurrence of a species of Whittleseya in the Riverside Formation (Eo-Carboniferous) of the Harrington River etc. Ottawa Nat., Vol. XIV p. 99. 1900.

Bergeron, J., Note sur les strobiles du Walchia piniformis. Bull. Soc. géol. France, Ser. 3 Vol. XII p. 533. 1884.

Dathe, E., Ueber das Vorkommen von Walchia in den Ottweiler Schichten des niederschlesisch-böhmischen Steinkohlenbeckens. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch., Monatsberichte (Verhandlung), Vol. LV p. 3. 1903.

Feistmantel, K., Ueber die Nüggerathien und deren Verbreitung in der böhmischen Steinkohlenformation. Sitzungsber. k. böhm. Gesellsch. Wiss. Prag für 1879, p. 75. 1880.

Feistmantel, O., Ueber das Vorkommen von Nüggerathia foliosa Stbg. in dem Steinkolengebirge von Oberschlesien u. s. w. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch., Vol. XXVII p. 70. 1875.

Lima, W. de, Flora Fossil de Portugal. Monographia do genero Dicranophyllum. Lisbon. 1888.

Lesquereux, L., On the Cordaites and their related generic divisions in the Carboniferous formation of the United States. Proc. Amer. Phil. Soc., Vol. XVII p. 315. 1878.

Marion, A. F., Sur le Gomphiostrobus heterophylla. Conifère prototypique du Permien de Lodève. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CX p. 892. 1890.

Potonié, H., Ueber die fossile Pflanzen-Gattung Tylodendron. Abhandl. bot. Verein. Prov. Brandenburg, Vol. XXIX p. 114. 1888.

Renault, B., Sur les Sphenozamites. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. XCIII p. 1165. 1881.

—, Note sur les Sphenozamites. Arch. Bot. Nord France = Rev. Bot. Mensuel, Vol. 1 p. 180. 1881.

—, and **Zeiller, R.**, Sur quelques Cycadées houillères. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CII p. 325. 1886.

Saporta, Marquis G. de, Observations sur la nature des végétaux réunis dans le group des Noeggerathia etc. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. LXXXVI pp. 746, 801, 869. 1878.

Solms-Laubach, H., Graf zu, Die Coniferenformen des deutschen Kupferschiefers und Zechsteins. Dames und Kayser, Palæontol. Abhandl., Vol. II pt. 2. 1884. [Ullmannia, Voltzia etc. A few petrifications.]

Stur, D., Zur Kenntniss der Fructification der Noeggerathia foliosa St. aus den Radnitzer Schichten des oberen Carbon in Mittel-Böhmen. Verhandl. k. k. geol. Reichsanst. Wien für 1878, p. 329.

Weil, C. E., Bemerkungen zur Fructification von Nüggerathia. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellsch., Vol. XXXI p. 111. 1879.

Zeiller, R., vide **Renault** and **Zeiller**. 1886.

B. Floras.

(These memoirs are devoted to impressions, except those marked with a *, in which petrifications are also described. Those marked †, also include Lower Carboniferous Fossils. Several of these memoirs deal with the subject of zoning by means of fossil plants.)

1. Asia Minor.

Zeiller, R., Étude sur la flore fossile du bassin houiller d'Héraclée (Asie Mineure). Mém. Soc. géol. France, Paléontol., Vols VIII—IX, Mém. No. 21. 1899—1901.

2. Austria and Bohemia.

Feistmantel, O., Die Versteinerungen der böhmischen Kohlenablagerungen. Paläontographica, Vol. XXIII Lief. 1—9. 1874—1876.

† *Hofmann, A.*, und *Ryba, J.*, Leitpflanzen der paläozoischen Steinkohlenablagerungen in Mittel-Europa. Text und Atlas. Prag. 1899.

Katzer, F., Vorbericht über eine Monographie der fossilen Flora von Rossitz in Mähren. Sitzungsber. k. böhm. Gesellsch. Wiss. Prag für 1895, No. XXIV. 1896.

Kerner, F. v., Die Carbonflora des Steinacherjoches. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. Wien, Vol. XLVII p. 365. 1897.

Kusta, J., Weitere Beiträge zur Kenntniss der Steinkohlenflora von Rakonitz. Sitzungsber. k. böhm. Gesellsch. Wiss. Prag für 1886, p. 487. 1887.

Stur, D., Die Carbon-Flora der Schatzlarer Schichten. Abt. I: Die Farne. Abt. II: Die Calamarien. Abhandl. k. k. geol. Reichsanst. Wien, Vol. XI. 1885—87.

3. Canada.

† *Dawson, J. W.*, Report on the Fossil Plants of the Lower Carboniferous and Millstone Grit Formations of Canada. Geol. Surv. Canada. 1873.

4. China and Central Asia.

Abbado, M., Contributo alla Flora carbonifera della Cina. Paléont. Italica, Vol. V p. 125. 1900.

Geinitz, H. B., Über fossile Pflanzen aus der Steinkohlenformation am Altai. In Cotta „Der Altai“, p. 167. 1871.

Krasser, F., Die von W. A. Obrutschew in China und Centralasien 1893—1894 gesammelten fossilen Pflanzen. Denkschr. math. nat. Kl. K. Akad. Wissensch. Wien, Bd. LXX p. 139. 1901.

Newberry, J. S., Notes on some Fossil Plants from Northern China. Amer. Journ. Sci., Ser. III Vol. XXVI p. 123. 1883.

Schenk, A., In Richthofen „China“, Vol. IV. Pflanzen aus der Steinkohlen-Formation, p. 209. 1883.

—, Die während der Reise des Grafen Bela Széchenyi in China gesammelten fossilen Pflanzen. Paläontographica, Vol. XXXI pt. 2. 1885. Wissenschaftliche Ergebnisse der Reise des Grafen Bela Széchenyi in Ostasien, Bd. III. 1877—1880.

[Calamites and Cordaites.]

Schmalhausen, J., Beiträge zur Jura-Flora Rußlands. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, Ser. VII Vol. XXVII No. 4. 1879.

[Impressions from Russia, Siberia and the Altai.]

Zaklinsky, M., Notiz über die Obercarbonische Flora des Steinkohlenreviers von Jantai in der südlichen Mandschurei. Verhandl. k. russ. miner. Gesellschaft. St. Pétersb., Ser. 2 Vol. XLII p. 386. 1905.

[*Odontopteris*, *Callipteridium*, *Plagiozamites* etc.]

Zeiller, R., Remarques sur la flore fossile de l'Altaï, à propos des dernières découvertes paléobotaniques de M. M. les Drs Bodenbender et Kurtz dans la République Argentine. Bull. Soc. géol. France, Ser. III Vol. XXIV p. 466. 1896.

[Contains a detailed criticism of Schmalhausen's "Beiträge zur Jura-Flora Rußlands".]

—, Note sur la flore houillère du Chansi. Ann. des Mines, Ser. IX Vol. XIX p. 431. 1901.

[*Calamites*, *Lepidodendron*, *Cordaïtes* etc., with a revision of some of the earlier determinations from China.]

5. France.

Boulay, N., Le terrain houiller du Nord de la France et ses végétaux fossiles. Lille. 1876.

Grand'Eury, C., Mémoire sur la Flore carbonifère du département de la Loire et du Centre de la France. Mém. Sav. Acad. Sci., Vol. XXIV No. 1. 1877.

* —, Géologie et paléontologie du bassin houiller du Gard. Text et Atlas. St. Étienne. 1890.

Renault, B., Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Part II. Texte 1896, Atlas 1893. Paris. Étud. Gîtes. Miner. France. 1893—1896.

—, and **Zeiller, R.**, Études sur le Terrain houiller de Commeny. Vol. 2: Flore Fossile. Part I by R. Zeiller, Part II by B. Renault, Part III by Renault and Zeiller. Text 1888—1890, Atlas 1888. St. Étienne.

Zeiller, R., Note sur quelques plantes fossiles du terrain permien de la Corrèze. Bull. Soc. géol. France, Ser. 3 Vol. VIII p. 196. 1879.

—, Végétaux fossiles du terrain houiller de la France. Explic. Carte géol. France, Vol. IV. Paris. 1880.

—, Notes sur la flore houillère des Asturies. Mém. Soc. géol. du Nord, Vol. I Mém. III. 1882.

—, Flore fossile du Bassin houiller de Valenciennes. Text 1886, Atlas 1888. Paris. Étud. Gîtes. Miner. France.

* —, Flore fossile du Bassin houiller et permien d'Autun et d'Épinac. Part I. Text and Atlas. Paris. Étud. Gîtes. Miner. France. 1890.

—, Flore Fossile du Bassin houiller et permien de Brive. Paris. Étud. Gîtes. Miner. France. 1892.

—, Notes sur la flore des couches permienes de Trienbach (Alsace). Bull. Soc. géol. France, Ser. 3 Vol. XXII p. 163. 1894.

—, Sur les subdivisions du Westphalien du Nord de la France d'après les caractères de la Flore. Bull. Soc. géol. France, Ser. 3 Vol. XXII p. 483. 1895.

—, Notes sur la flore des gisements houillers de la Rhune et d'Ibantelly (Basses-Pyrénées). Bull. Soc. géol. France, Vol. XXIII p. 482. 1895.

[*Equisetites spatulatus*, *Alethopteris*, *Pecopteris* etc.]

—, Contribution à l'étude de la flore ptéridologique des schistes permien de Lodève. Ann. Mus. d'hist. nat. Marseille, Ser. 2 Vol. I pt. I p. 9. 1898.

6. Germany.

Achepohl, L., Das niederrheinisch-westfälische Steinkohlengebirge. Atlas der fossilen Fauna und Flora. Lief. I—IX. Essen und Leipzig. 1881—1883.

- Beyschlag, F.*, und *Fritsch, K. von*, Das jüngere Steinkohlengebirge und das Rothliegende in der Provinz Sachsen und den angrenzenden Gebieten. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst., N. F., Heft 10. 1899.
- Cremer, L.*, Über die fossilen Farne des westfälischen Carbons und ihre Bedeutung für eine Gliederung des letzteren. (Inaug.-Dissert.) Marburg. 1893.
- Geinitz, H. B.*, Nachträge zur Dyas. I. Mitt. k. miner.-geol. u. prähist. Mus. Dresden, Heft 3. 1880.
- Heyer, F.*, Beiträge zur Kenntniss der Farne des Carbon und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete. Botan. Centralb., Vol. XIX pp. 248, 276, 310, 340, 371, 385. 1884.
- Potonié, H.*, Die Flora des Rothliegenden von Thüringen. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst. Berlin, N. F., Heft 9 Teil II. 1893.
- , Die floristische Gliederung des deutschen Carbon und Perm. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst., N. F., Heft 21. 1896.
- Sterzel, J. T.*, Die Flora des Rothliegenden im nordwestlichen Sachsen. Dames und Kayser, Palaeontolog. Abhandl., Vol. III p. 237. 1886.
- * —, Die Flora des Rothliegenden im Plauenschen Grunde bei Dresden. Abhandl. math.-phys. Cl. k. sächs. Gesellsch. Wiss., Vol. XIX. 1893.
- , Die Flora des Rothliegenden von Oppenau im badischen Schwarzwalde. Mitteil. großherz.-badisch. geol. Landesanst., Vol. III p. 259. 1895.
- , Die Flora des Rothliegenden von Ilfeld am Harz. Centralbl. für Miner., Geol., Palaeont. für 1901, pp. 407 u. 590.
- Weiß, C. E.*, Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete. Bonn. 1869—1872.
- , Die Flora des Rothliegenden von Wünschendorf bei Lauban in Schlesien. Abhandl. k. preuß. geol. Landesanst. Berlin, Vol. III Heft 1. 1879.
- , Aus der Flora der Steinkohlenformation. K. preuß. geol. Landesanst. Berlin. 1881.
- , Ueber einige Pflanzenreste aus der Rubengrube bei Neurode in Niederschlesien. Jahrb. k. preuß. geol. Landesanst. Berlin für 1884, p. 1. 1885.
[Calamites (Eucalamites) equisetinus and Stigmaria oculata.]

7. Great Britain.

- Arber, E. A. N.*, The Fossil Flora of the Culm Measures of North-west Devon, and the Palaeobotanical Evidence with regard to the Age of the Beds. Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B Vol. 197 p. 291. 1904.
- Kidston, R.*, On the Fossil Flora of the Radstock Series of the Somerset and Bristol Coal Field (Upper Coal Measures). Parts I and II. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXIII pt. II p. 335. 1886.
- †* —, Notes on the Palaeozoic species mentioned in Lindley and Hutton's "Fossil Flora". Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. X p. 345. 1891.
- , On the Fossil Plants of the Kilmarnock, Galston and Kilwinning Coal Fields, Ayrshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVII pt. II p. 307. 1893.
- † —, On the various Divisions of British Carboniferous rocks as determined by their Fossil Flora. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinb., Vol. XII p. 183. 1894.
- , On the Fossil Flora of the South Wales Coal Field and the Relationship of its Strata to the Somerset and Bristol Coal Field. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXVII pt. III p. 565. 1894.
- † —, The Fossil Plants of the Carboniferous Rocks of Canonbie, Dumfriesshire. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XL pt. IV p. 741. 1903.
[This memoir also contains descriptions of Lower Carboniferous plants.]

Kidston, R., On the Divisions and Correlation of the Upper Portion of the Coal Measures with special reference to their development in the Midland Counties of England. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, Vol. LXI p. 308. 1905.

8. Italy.

Arcangeli, G., Contribuzione allo Studio dei vegetali Permo-Carboniferi della Sardegna. *Palæont. Italica*, Vol. VII p. 91. 1901.

Barsanti, L., Contribuzione allo studio della Flora fossile di Jano. *Atti Soc. Tosc. Si. nat. Mém.*, Vol. XIX p. 3, 1903, pt. II. *Proc.-Verb.*, Vol. XIV p. 116. 1904.

Bosniaski, S. de, Flora fossile del Verrucano nel Monte Pisano. *Atti. Soc. Tosc. Sci. nat.*, *Proc.-Verb.*, Vol. VII p. 184. 1890; Vol. IX p. 167. 1894.

Stefani, C. de, Flore Carbonifère et Permiane della Toscana. *Public. del Inst. Stud. Super.* Firenze. 1901.

—, Le Flore Carbonifera e Permiana del Monte Pisano. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Proc.-Verb.*, Vol. IX p. 180 (1894). 1895.

9. Portugal.

Lima, W. de, Estudo sobre o Carbonico do Alemtejo. *Comm. Direcção dos trabalh. geol.*, Vol. III p. 34. 1895.

10. Portuguese South-East Africa.

Zeiller, R., Note sur la Flore du Bassin houiller de Tete. *Ann. des Mines*, Ser. VIII, *Mém.*, Vol. IV p. 594. 1883.

[Coal Measure species from the Zambesi, largely identical with European fossils.]

11. Russia.

Grigoriev, N., Sur la flore paléozoïque supérieure recueillie aux environs des villages Troïtskoïé et Longanskoïé dans le bassin du Donetz. *Bull. Com. Géol. St. Pétersbourg*, Vol. XVII p. 381. 1898.

[In Russian with a resumé in French.]

Schmalhausen, J., Die Pflanzenreste der Artinskischen und Permischen Ablagerungen im Osten des europäischen Rußlands. *Mém. Com. géol. Russie*, Vol. II No. 4. 1887.

Zalesski, M., Végétaux fossiles du Terrain Carbonifère du Bassin du Donetz. I.: Lycopodiales. *Mém. Com. géol. Russie, N. S.*, No. 13. 1904.

[In Russian and French.]

12. Switzerland.

Heer, O., Flora fossilis Helvetiæ. *Zurich*. 1876—1877.

13. United States of America.

Andrews, E. B., Descriptions of fossil plants from the Coal Measures of Ohio. *Rep. Geol. Surv. Ohio*, Vol. II, *Geol. and Palæont.*, p. 413. 1875.

[*Megalopteris*, *Orthogoniopteris* etc.]

Bain, F., The Permian of Prince Edward Island. *Science*, Vol. XXI p. 132. 1893.

Fontaine, W. M., and *White, I. C.*, The Permian or Upper Carboniferous Flora of West Virginia and S. W. Pennsylvania. *2nd Geol. Surv. Pennsylvania*, Report. Harrisburg. 1880.

Lesquereux, L., Report on the Fossil Plants of Illinois. *Geol. Surv. Illinois*, *Geol. and Palæont.*, Vol. II p. 427, Vol. IV p. 375. 1866—1870.

- Lesquereux, L.*, Description of the Coal Flora of the Carboniferous formation of Pennsylvania etc. Vols I—III, 1880—1884, Atlas 1879. 2nd Geol. Surv. Pennsylvania, Rep. Progr.
- , The Carboniferous Flora of Rhode Island. Amer. Nat., Vol. XVIII p. 921. 1884.
- White, D.*, Flora of the outlying Carboniferous basins of Southwestern Missouri. Unit. States Geol. Surv. Bull. 98. 1893.
- , Fossil Flora of the Lower Coal Measures of Missouri. Monogr. U. S. Geol. Surv., Vol. XXXVII. 1899.
- , Permian Elements in the Dunkard Flora. Bull. Geol. Soc. America, Vol. XIV p. 538. 1903.

Permo-Carboniferous of India and the Southern Hemisphere (Glossopteris Flora).

A. Special Studies.

1. Algae.

- Bertrand, C. E.*, Nouvelles remarques sur le Kerosene Shale de la Nouvelle Galles du Sud. Bull. Soc. hist. nat. d'Autun, Vol. IX p. 193. 1896.
[Reinschia.]
- , Description d'un échantillon de Kerosene Shale de Megalong Valley, près Katomba (Nouvelle Galles du Sud). Ann. Soc. géol. du Nord, Lille, Vol. XXIX p. 25. 1900.
[Reinschia and Pila.]
- Bertrand, C. E.*, and *Renault, B.*, Reinschia australis et premières remarques sur le Kerosene Shale de la Nouvelle Galles du Sud. Bull. Soc. hist. nat. d'Autun, Vol. VI p. 321. 1893.

2. Equisetales and Sphenophyllales.

- Etheridge, R., jun.*, Note on the Structure of Annularia australis Feist. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Ser. II Vol. V pt. 1 p. 47. 1890.
- , On the occurrence of a Plant in the Newcastle or Upper Coal-measures possessing characters both of the genera Phyllothea Brong. and Cingularia Weiss. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, Vol. IV pt. 4 p. 148. 1895.
- , The Fructification of Schizoneura australis Eth. fil. Rec. Geol. Surv. N. S. Wales, Vol. VII pt. 3 p. 234. 1903.
- Zeiller, R.*, Sur la valeur du genre Trizygia. Bull. Soc. géol. France, Ser. III Vol. XIX p. 673. 1891.

3. ? Filicales.

- Arber, E. A. N.*, The sporangium-like organs of Glossopteris Browniana Brongn. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. LXI p. 324. 1905.
- Brongniart, A.*, Notice sur le Psaronius brasiliensis. Bull. Soc. bot. France, Ser. V Vol. XIX p. 3. 1872.
- Etheridge, R., jun.*, and *David, T. W. E.*, On the mode of attachment of the leaves or fronds to the caudex in Glossopteris etc. With a note on its stratigraphical distribution in Australasia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Ser. II Vol. IX p. 228. 1894.

Oldham, R. D., On a Plant of *Glossopteris* with part of the rhizome attached, and on the structure of *Vertebraria*. *Rec. Geol. Surv. India*, Vol. XXX pt. 1 p. 45. 1897.

4. Lycopodiales.

Renault, B., Sur une nouvelle Lycopodiaceé houillère (*Lycopodiopsis Derbyi*). *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Vol. CX p. 809. 1890. *Bull. Soc. hist. nat. d'Autun*, Vol. III p. 109. 1890.

[*Lepidodendron Derbyi* (Ren.) from Brazil.]

Zeiller, R., Sur un *Lepidodendron* silicifié du Brésil. *Compt. Rend. Acad. Sci.*, Vol. CXXVII p. 245. 1898.

[*Lepidodendron Derbyi* (Ren.).]

B. Floras.

1. Monograph and General Memoirs.

Arber, E. A. N., Catalogue of the Fossil Plants of the *Glossopteris* Flora in the Department of Geology, British Museum (Nat. Hist.). *Brit. Mus. Catalogue* London. 1905.

[Monograph. Full Bibliography.]

Blanford, H. F., On the age and correlations of the Plant-bearing Series of India, and the former existence of an Indo-Oceanic Continent. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, Vol. XXXI p. 519. 1875.

Blanford, W. T., Presid. Address. Section C., *Brit. Ass. Rep. Brit. Assoc.* Montreal. p. 691. 1885. *Rec. Geol. Surv. India*, Vol. XVIII pt. 1 p. 32. 1885.

—, On additional evidence of the occurrence of Glacial Conditions in the Palæozoic Era, and on the Geological age of the Beds containing Plants of Mesozoic type in India and Australia. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, Vol. XLII p. 249. 1886.

2. Australasia.

Arber, E. A. N., On the Clarke Collection of Fossil Plants from New South Wales. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, Vol. LVIII p. 1. 1902.

Carruthers, W., In Daintree, 'Notes on the Geology of the Colony of Queensland'. Appendix 2. *Quart. Journ. Geol. Soc.*, Vol. XXVIII p. 350. 1872.

Chapman, F., On a collection of Upper Palæozoic and Mesozoic Fossils from Western Australia and Queensland etc. *Proc. R. Soc. Victoria*, N. S., Vol. XVI pt. 2 p. 306. 1904.

[*Lepidodendron*, *Phyllothea*, *Archæocalamites*, *Glossopteris* etc.]

Clarke, W. B., Remarks on the Sedimentary Formations of New South Wales. 4th Edit. Sydney. 1878.

[Contains a full account of the earlier literature and collections.]

Etheridge, R., jun., and *Jack, R. L.*, Catalogue of Works etc. on the Geology, Palæontology etc. of the Australian Continent and Tasmania. London. 1881.

Feistmantel, O., Übersichtliche Darstellung der geologisch-palæontologischen Verhältnisse Süd-Afrikas. Theil I: Die Karoo-Formation und die dieselbe unterlagernden Schichten. *Abhandl. böhm. Gesellsch. Wiss. Prag*, Ser. VII Vol. III No. 6. 1889.

Feistmantel, O., Geological and Palæontological Relations of the Coal and Plant-bearing Beds of Palæozoic and Mesozoic Age in Eastern Australia and Tasmania. *Mem. Geol. Surv. N. S. Wales*, Palæont., No. 3. 1890.

[Contains full descriptions of fossil plants, and a detailed bibliography.]

Jack, R. L., and *Etheridge, R., jun.*, The Geology and Palæontology of Queensland and New Guinea. Text and plates. Brisbane. 1892.

Johnston, R. M., General Observations regarding the Classification of the Upper Palæozoic and Mesozoic rocks of Tasmania etc. Papers and Proc. R. Soc. Tasmania for 1885, p. 343. 1886.

[Includes a list of fossil plants.]

—, Further contributions to the History of the Fossil Flora of Tasmania. Part I, 1894; Part II, 1896. Papers and Proc. R. Soc. Tasmania for 1893, p. 170. 1894; for 1894—1895, p. 57. 1896.

[Includes a complete list of plants from Tasmania.]

McCoy, F., Prodrômus of the Palæontology of Victoria. Dec. I, II. Melbourne. 1874—1875.

Tenison-Woods, J. E., On the Fossil Flora of the Coal Deposits of Australia. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. VIII pt. 1 p. 37. 1883.

[Contains diagnoses of species and a full bibliography.]

3. India.

Feistmantel, O., The Fossil Flora of the Gondwana System. Vols III and IV (Lower Gondwanas). Mem. Geol. Surv. India = Pal. Indica, Ser. XII. 1879—1886.

Seward, A. C., Permo-Carboniferous Plants . . . from Kashmir. Mem. Geol. Surv. India = Pal. Indica, N. S., Vol. II Mem. 2. 1905.

[Gangamopteris sp. nova and Psymphyllum?]

Zeiller, R., Observations sur quelques plantes fossiles des Lower Gondwanas. Mem. Geol. Surv. India = Pal. Indica, N. S., Vol. II Mem. 1. 1902.

4. Southern Africa.

Potonié, H., In 'Deutsch Ost-Afrika'. Vol. VII: Fossile Pflanzen aus Deutsch- und Portugiesisch-Ost-Afrika, Theil II p. 495. Berlin. 1900.

Seward, A. C., On the Association of Sigillaria and Glossopteris in South Africa. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. LIII p. 315. 1897.

—, Fossil Floras of Cape Colony. Ann. S. African Mus., Vol. IV pt. I. 1903.

[Glossopteris, Neuropteridium, Bothrodendron, Psymphyllum etc.]

Zeiller, R., Étude sur quelques plantes fossiles, en particulier Vertebraria et Glossopteris, des environs de Johannesburg (Transvaal). Bull. Soc. géol. France, Ser. III Vol. XXIV p. 349. 1896.

5. South America.

Bodenbender, W., Beobachtungen über Devon- und Gondwana-Schichten in der Argentinischen Republik. Zeitschr. deutsch. geol. Gesellschaft, Vol. XLVIII p. 743. 1896.

[Discovery of Glossopteris and other genera in Argentina.]

Kurtz, F., Contribuciones à la Paleophytologia Argentina. II.: Sobre la Existencia de Gondwana inferior en la Republica Argentina. Revista del Museo de la Plata, Vol. VI p. 125. 1894.

Zeiller, R., Note sur la flore fossile des gisements houillers de Rio Grande do Sul. Bull. Soc. géol. France, Ser. III Vol. XXIII p. 601. 1895.

[Lepidodendron, Lepidophlois, Gangamopteris and Dadoxylon etc. from Brazil.]

6. Russia.

Amalitzky, W., Sur la découverte, dans les dépôts permien supérieurs du Nord de la Russie, d'une flore Glossoptérienne etc. Compt. Rend. Acad. Sci., Vol. CXXXII p. 591. 1901.

Les progrès de la Géographie botanique depuis 1884, son état actuel, ses problèmes.

Introduction.

Sommaire. — Débuts de la Géographie botanique ; l'œuvre de Grisebach. — Préoccupations anciennes exclusives ; l'Ecologie d'E. Haeckel. — Nécessité de connaître les espèces ; écologie individuelle et collective ; avantages des procédés cartographiques. — Diversité d'action du milieu sur les différents organes, sur les diverses espèces ; leur malléabilité ; formes anciennes et formes jeunes ; part de l'hérédité. Diversité des éléments constitutifs des associations. — Objet de la Géographie botanique ; lacunes des travaux floristiques. — Les survivants ; intervention de l'homme. Programme des études phytogéographiques. — Place de la Géographie botanique dans le cadre des études géographiques.

La Géographie botanique, la Phytogéographie est un jeune rameau de cette science très vieille, mais très rajeunie, qu'est la Géographie. A vrai dire, la science de la terre a commencé avec les premiers voyages de l'homme ; mais elle n'a connu pendant longtemps ni plan ni méthode. Elle a pris, depuis un siècle surtout, une place considérable parmi les sciences physiques et biologiques.

Il faut pourtant remonter bien haut dans l'histoire pour y trouver les premières études sur la Géographie des plantes. Alexandre le Grand emmenait avec son armée un état major scientifique. L'histoire des plantes de Théophraste nous a conservé tout ce que nous savons sur les faits recueillis au cours de la fameuse campagne d'Alexandre, entre autres des observations très précises sur la distribution des palétuviers sur les rivages septentrionaux de l'Océan indien (Bretzl 1903). Il est permis pourtant de dire, qu'à part ces études anciennes, la géographie botanique date d'hier. Tournefort. Rumphius, Linné, Haller, H. B. de Saussure, d'autres encore ont donné en

passant de précieuses indications sur la répartition des végétaux dans les pays qu'ils étudiaient, mais ils se préoccupaient avant tout d'en faire l'inventaire floristique. Willdenow le premier (1792. 1798) a consacré une étude détaillée aux rapports des plantes avec le climat et défini les principaux chapitres de la Géographie des plantes. Al. de Humboldt (1815—1817), préparé par de longues observations dans les régions équatoriales de l'Amérique, a posé une foule de problèmes géographiques. Il a créé réellement la Géographie botanique. Dès lors s'accumulent les observations floristiques, physionomiques et géographiques. Le besoin d'ordre, de coordination, de classement s'impose de plus en plus. Grisebach dans un ouvrage bien vite devenu classique (1872) s'efforce de mettre en ordre une grande partie des faits connus de son temps sur les rapports de la végétation avec le climat. Grisebach a perfectionné son œuvre; il est mort le 9 mai 1879. Une nouvelle édition de son principal ouvrage sensiblement améliorée et augmentée parut en 1884.

C'est de cette date que nous faisons partir cette étude.

Pendant bien longtemps les botanistes se sont cantonnés dans des études spéciales. Les uns, soucieux de connaître et de faire connaître les espèces, se sont consacrés d'une manière à peu près exclusive à la floristique.

D'autres examinaient la structure des plantes sans se préoccuper de rechercher les relations entre cette structure et les conditions de leur vie, ou bien ils s'efforçaient de faire connaître les phénomènes de la vie végétale sans se soucier assez de déterminer les espèces chez lesquelles ils les observaient. On avait reconnu depuis longtemps pourtant que la structure est dans une dépendance étroite à l'égard des formes, que celles-ci subissent l'influence des milieux. Ernst Haeckel (1866) avait, dans sa *Morphologie générale*, appliqué le nom d'Ecologie à la science des rapports des êtres vivants avec le milieu dans lequel ils vivent. E. Warming a relevé la fortune de ce mot en insistant sur la valeur de l'idée à laquelle il répond.

L'écologie est le fondement de toute étude sur la distribution des êtres vivants à la surface de la terre. Le milieu, c'est l'ensemble des conditions physico-chimiques qui composent le climat; c'est aussi le sol; ce sont encore les êtres vivants avec lesquels un être vivant quelconque est en rapport, nécessaire ou non. On doit donc distinguer le milieu climatique, le milieu édaphique, le milieu biologique. Grisebach ne s'est préoccupé que du premier; Thurmann a appelé l'attention sur les rapports de la plante avec le sol et inauguré une nombreuse série de recherches sur ce sujet. L'étude du milieu biologique a été négligée pendant longtemps; elle a donné des résultats si remarquables qu'elle tente maintenant une foule d'observateurs.

Pour bien connaître et apprécier ces rapports multiples, il faut commencer par connaître les êtres dont il s'agit, cela va sans dire. On ne peut pas plus faire de Géographie botanique sans connaître les espèces qu'on ne saurait être peintre sans savoir dessiner. C'est par là qu'il faut nécessairement commencer. Il faut aussi connaître la structure des plantes dont on s'occupe; la connaissance de la structure des organes végétatifs est assez avancée pour fournir à l'écologie une base solide.

L'écologie peut être individuelle, s'appliquer à une seule espèce, à un lis, à un chêne, à une algue flottante, en tracer l'histoire depuis la naissance jusqu'à la dégénérescence et à la mort; elle est collective lorsqu'elle s'applique à un groupe d'organismes vivant ensemble et se disputant la place, la lumière, la nourriture. On peut citer d'excellents exemples de travaux écologiques collectifs réalisés depuis peu d'années; limitons nous à une étude récente de C. Schröter et O. Kirchner sur la végétation du Lac de Constance (1896—1902). C'est une étude complète, dans laquelle aucune plante, si inférieure soit elle, n'est négligée, non plus que tous les éléments qui composent le milieu. Ces travaux synthétiques méritent d'être recommandés; ils exigent une méthode d'une rigueur extrême; la biologie prétend devenir une science de plus en plus précise.

Les descriptions, si exactes qu'elles puissent être, ne suffisent pas pour établir tous les faits avec la rigueur que nous devons désirer. Elles ne peuvent être que la première partie du travail. Les descriptions, isolées, laissent toujours dans l'esprit une certaine incertitude. Si, au contraire, les descriptions servent de commentaire à des cartes dressées avec soin, les renseignements fournis par ce double travail prennent un caractère de grande rigueur.

La cartographie permet de figurer les faits avec une grande précision. Il ne faut pas perdre de vue pourtant que les cartes ne peuvent exprimer que des faits; les notions philosophiques, les hypothèses dont on aurait la prétention de leur demander l'expression leur enlèveraient leur valeur. Cette réserve faite, les procédés cartographiques sont appelés à exprimer des notions et des rapports très variés. La végétation du globe peut être envisagée au triple point de vue systématique, géographique et biologique. Au point de vue systématique, la distribution d'une famille, d'un genre, d'une espèce nous renseigne sur les migrations antérieures et actuelles des groupes naturels; dans le domaine purement géographique, nous apprenons à connaître les rapports généraux de la végétation avec la surface du monde; l'écologie nous enseigne les rapports de la végétation avec le milieu décomposé en stations multiples.

L'expression géographique de trois ordres de faits si différents ne saurait être superposée sous peine de confusion; ce n'est donc pas

d'une carte botanique, mais de plusieurs sortes de cartes qu'il doit être question. Tout effort tendant à superposer des données aussi diverses ne saurait amener que de la confusion. La première préoccupation doit être celle du choix d'une échelle et d'un système de projection appropriés aux exigences auxquelles on veut satisfaire. On possède bien des cartes phytogéographiques. Quelques unes sont devenues classiques; telles sont celles qu'a données Drude dans l'Atlas physique de Berghaus (1887) après un mémoire fondamental publié par lui en 1884 sur les Régions botaniques de la terre. Beaucoup de cartes ont été publiées depuis, réalisant plus ou moins les avantages que nous devons en attendre. L. Blanc s'est fait une spécialité de l'étude de la cartographie appliquée à la Géographie botanique. Dans une série de mémoires parus depuis 1897, il a montré la possibilité de figurer clairement au $\frac{1}{3\,000\,000}$ l'aire de n'importe quel groupe systématique, il a établi la possibilité d'établir une carte botanique du monde entier au $\frac{1}{2\,000\,000}$. Il faudrait distinguer par des couleurs les régions de végétation; mais il est facile d'introduire de l'ordre dans le sujet, d'exprimer les analogies qui existent entre certaines régions en leur appliquant les mêmes couleurs; une lettre ou un signe suffit alors pour marquer les différences. Grâce à cela, le nombre des régions qu'il serait indispensable de distinguer par des couleurs différentes ne dépasserait pas 90. Or, il n'est pas difficile de subordonner les caractères qui unissent ou distinguent ces régions, de manière à exprimer celles qui ont le plus de caractères communs par une même gamme de teintes; cette possibilité combinée avec les facilités actuelles de la gravure en couleurs permet l'application d'un nombre de teintes supérieur à tout ce dont on aurait besoin. Lorsqu'il s'agit de travaux analytiques, l'échelle au $\frac{1}{20\,000}$ permet de distinguer sur une carte toutes les stations, y compris celles qui ont été modifiées par l'homme. Il est donc possible de demander aux cartes d'exprimer tous les faits botaniques et tous les faits agricoles en rapport avec la végétation. Cette carte essentiellement topographique serait le point de départ d'une synthèse; à mesure que l'échelle serait plus grande, la carte comporterait de moins en moins de détails; au $\frac{1}{1\,000\,000}$, il est encore possible d'exprimer tous les caractères dominants de la végétation. D'ailleurs, on peut aujourd'hui, au moyen de décalques superposés, ordonner aussi les renseignements fournis par la carte, figurer, par exemple, sur un fond colorié les faits normaux de la distribution et sur un décalque superposé, les faits introduits dans la distribution des plantes, les faits de phytogéographie économique et sociale, consécutifs à l'action de l'homme.

En tout cas et pour résumer, on ne saurait assez recommander aux phytogéographes l'emploi des cartes; elles imposent la précision

et rendront à la Géographie botanique quelques uns des services qu'elles rendent à la Géologie.

Le milieu varié dont nous avons dit quelques mots n'agit pas de la même manière sur l'ensemble de la plante. Les organes reproducteurs échappent beaucoup plus que les organes végétatifs à l'influence du climat; ils conservent l'empreinte profonde de leur hérédité. Il en résulte que les organes reproducteurs fournissent sur les affinités naturelles des données beaucoup moins variables que les organes végétatifs; on l'a reconnu depuis longtemps. Les botanistes qui ont consacré leurs efforts à la recherche des affinités des plantes phanérogames se sont même souvent attachés d'une manière trop exclusive à l'examen de la fleur; par contre; la fleur est nettement adaptée au milieu biologique dans lequel elle évolue; elle porte l'empreinte des organismes qui en assurent la fécondation; elle subit profondément l'influence du parasitisme.

Les organes végétatifs eux-mêmes ne sont pas soumis d'une manière uniforme à l'influence du milieu; ceux qui vivent en contact constant avec l'air libre subissent l'influence du milieu aérien autrement que les organes souterrains.

En outre, les multiples espèces qui couvrent actuellement la surface de notre planète se comportent de manière très différente vis à vis du milieu actuel. Elles sont plus ou moins malléables, s'adaptent avec plus ou moins de facilité. Elles sont, du reste, d'âge très différent. Les unes, que nous savons être anciennes, semblent avoir perdu, ou peu s'en faut, le pouvoir de s'adapter aux conditions du milieu; elles sont à peu près invariables. Les Fougères, les Cycadacées, le fameux *Ginkgo biloba*, les Conifères en général paraissent peu susceptibles de se modifier actuellement. Bien des espèces de Conifères ont des variétés assez nombreuses, mais elles occupent des aires très vastes; ce sont des formes anciennes, qui survivent à leur temps, définitivement fixées, d'autant moins armées pour la lutte qu'elles manquent de souplesse à s'adapter et, par suite, condamnées à une extinction plus ou moins prochaine. D'autres, au contraire, sont jeunes, très malléables, variables à un haut degré sous l'influence du milieu, susceptibles de donner naissance à des formes nouvelles. On cite, parmi les Thallophytes, des races de Champignons nées par voie expérimentale et qui semblent fixées après un petit nombre de générations; il en est peut être de même chez certaines plantes d'une organisation beaucoup plus élevée.

Quoi qu'il en soit, tout ensemble d'espèces vivant côte à côte, comprend des formes de tout âge, les unes jeunes, en voie d'évolution, très malléables, les autres plus ou moins vieilles, moins susceptibles de s'adapter et par suite moins vigoureuses, d'autres enfin, survivantes

ou réfugiées, représentant les débris d'un autre âge. Il en résulte qu'en un lieu quelconque le couvert végétal formé d'éléments si différents est extrêmement varié.

En résumé, lorsqu'on considère un ensemble quelconque de végétaux, il faut tenir compte à la fois de l'hérédité qui pèse d'un poids inégal sur des espèces d'âge différent et de l'adaptation qui s'exerce aussi de manière très différente sur les différents organes et suivant le milieu où vit chacun d'eux.

La végétation, c. a. d. l'ensemble des végétaux qui constituent le peuplement végétal d'un point quelconque comprend donc des éléments variés. Ils sont en outre très diversement répartis. Les uns sont dominants, d'autres plus ou moins répandus, quelques uns représentés par un très petit nombre d'individus.

Si les espèces dominantes sont de grandes dimensions, elles suffisent souvent à définir le paysage; on dit une forêt de sapins, une forêt de chênes, un marais de *Phragmites*; mais les espèces dominantes sont souvent assez petites pour n'être pas perceptibles à notre œil; témoin le plankton dont tous les éléments échappent plus ou moins à l'œil nu. D'ailleurs beaucoup d'espèces tiennent dans le paysage une place variable suivant les saisons, très grande aujourd'hui, nulle ou peu s'en faut pendant une période annuelle plus ou moins longue. Cela est vrai pour tous les points de la terre et des mers où se manifestent des changements appréciables de saison. Sous le couvert de nos forêts de pays tempérés, la végétation basse varie singulièrement du printemps à l'automne et disparaît presque en hiver. Les associations d'Algues qui peuplent les rochers maritimes de nos côtes varient beaucoup d'une saison à une autre; la composition de ce plankton à peine perceptible de nos mers varie dans des proportions énormes à quelques semaines d'intervalle.

Ces différences sont d'autant plus grandes que les saisons sont plus extrêmes; elles sont très grandes sous le climat méditerranéen, énormes sur les hautes montagnes et dans les déserts, beaucoup moins étendues, à ce qu'il semble, sous les climats équatoriaux à température élevée et à humidité constante.

Quel est l'objet de la Géographie botanique? — Elle étudie les végétaux dans leurs rapports multiples avec le milieu complexe dans lequel ils évoluent.

Chaque espèce de plante a sa place rigoureusement marquée dans la nature. Les unes occupent une aire très étendue, d'autres sont étroitement localisées; mais toutes sont rigoureusement liées au milieu où elles vivent par des relations de cause à effet.

Déterminer ces aires est l'une des premières opérations du phytogéographe. Pour y réussir, il faut avant tout connaître les êtres dont

il est question; c'est le rôle de la floristique. La statistique botanique qu'établissent les floristes est trop souvent incomplète, limitée aux végétaux de grande taille. On connaît bien en général les plantes d'une organisation élevée, d'une manière plus générale les espèces de grande taille des pays de vieille civilisation; là même on ne connaît pas assez les Thallophytes; on ne sait à peu près rien des variations saisonnières de la flore des Algues et des Champignons. La statistique floristique est très incomplète, même en ce qui concerne les Phanérogames et les Archégoniées, pour une foule de pays extraeuropéens. Il est juste de dire cependant que d'excellents travaux ont été publiés depuis un quart de siècle. Signalons, entre autres, la remarquable flore illustrée de l'Amérique septentrionale de N. Britton et A. Brown, complétée par les études sur la Flore forestière du même pays de C. Sp. Sargent, par les nombreux travaux de Trelease, et les innombrables documents accumulés sur la floristique de l'Afrique orientale allemande par l'activité d'A. Engler et de ses collaborateurs.

A cet égard et pour donner à la floristique toute sa valeur comme base de la Géographie botanique, il faut souhaiter que les floristes s'attachent à faire valoir l'intérêt qui s'attache à chaque espèce. Wimmer (1844) insistait déjà sur la nécessité d'ajouter à la diagnose morphologique de chaque espèce une diagnose phytogéographique «qui fixât d'une manière précise et en termes compris de tous les conditions où elle vit, car une diagnose de ce genre ne contribue pas moins que la première à la connaissance de l'espèce».

Ce que nous devons surtout demander des floristes, dans les pays dont la flore est le mieux connue, c'est la description méthodique de circoncriptions naturelles nettement limitées. Cette description en marquerait la place dans un ensemble plus vaste; elle en indiquerait, le cas échéant, les subdivisions naturelles déterminées par le climat, l'altitude, la topographie, puis les stations avec leurs espèces caractéristiques. Elle mentionnerait les espèces rares ou très rares, si chères à certains floristes et qui peuvent avoir une valeur particulière, non parce qu'elles sont rares, mais parce qu'elles sont les données de problèmes à résoudre. Pour les mêmes raisons, on aurait soin d'appeler l'attention sur les espèces qu'on s'attendrait à trouver en tel ou tel point et qui ne s'y rencontrent pas. L'absence des unes et la présence des autres peuvent être également instructives et nous intéresser au même degré.

On a souvent tenté des descriptions de cette sorte. Les auteurs de beaucoup de flores locales ou régionales ont donné de bonnes études de ce genre; citons comme un bon exemple l'introduction à la flore de la Basse-Autriche par Beck von Mannagetta (1892); ces études ne sont pas toujours aussi complètes qu'on peut le souhaiter. Dans le relevé très étendu des travaux floristiques parus après la

publication du grand ouvrage de Grisebach, beaucoup d'œuvres excellentes ont une réelle portée géographique. Elles sont trop nombreuses pour que nous songions à les énumérer: A. Engler a fait un relevé minutieux de ceux qui sont antérieurs à 1899.

De tous les éléments statistiques dont il dispose, le phytogéographe doit dégager ceux qui survivent à un passé disparu, les survivants, les reliques du passé. Il y est aidé par l'activité d'une foule de paléobotanistes qui recherchent les restes des végétaux ayant vécu dans les temps les plus proches du nôtre et de ceux qui remontent de plus en plus loin dans le passé de l'histoire de la végétation. Les botanistes scandinaves, en particulier G. Andersson (1896), suisses (C. Schröter etc.) ont tiré d'importantes applications des recherches de Nehring, d'O. Heer, de Penck. En France, les dépôts fossiles formés autour des massifs éruptifs d'Auvergne et les tufs pleistocènes ont fourni aussi des résultats considérables à P. Fliche, à P. Marty, à Laurent, à Lauby et à d'autres.

Le phytogéographe doit en outre s'efforcer de reconstituer les paysages végétaux qui peuvent avoir été profondément modifiés par l'homme. Des pays étendus, la Mésopotamie «ce pays où fut pétri le premier pain», la Palestine, l'Égypte, la Mauritanie ont subi des modifications profondes dont l'histoire nous fournit les témoignages. Des transformations de même ordre, moins profondes sans doute, sont survenues ailleurs, sous l'action voulue ou inconsciente de l'homme. Woeikoff (1900) a tracé un programme général des recherches à faire dans cette voie. Les savantes études qui ont déterminé en France les grands efforts réalisés depuis 1860 pour la restauration des montagnes, celle de Cézanne et Surell en particulier, l'excellent livre de Demontzey sur les travaux de reboisement des Alpes, le remarquable ouvrage de Gerhardt sur les dunes allemandes méritent d'être signalés comme des modèles.

Cela fait et les abords de la phytogéographie étant ainsi dégagés, nous comparons les végétations développées sous des climats plus ou moins semblables; nous nous efforçons d'en saisir les ressemblances et les différences, d'en connaître la physionomie. C'est ce qui fait le caractère principal de l'œuvre botanique d'Al. de Humboldt; c'est aussi ce qu'il y a de plus saillant dans celle de Grisebach.

Nous nous efforçons ensuite d'établir la nature des relations qui s'établissent entre le milieu et chaque espèce végétale, relations entre les différents éléments du climat, le substratum et d'autres êtres vivants, avec la structure de chaque espèce ou des espèces ayant les mêmes adaptations, les mêmes structures, la même physionomie comme on disait jadis. Nous constatons que les Graminées des steppes sèches présentent plusieurs caractères morphologiques et anatomiques communs,

que les plantes succulentes (*Cactus*, *Opuntia*, *Agave*, *Euphorbia*, *Crassula*), présentent en commun des caractères d'adaptation très particuliers, bien que pouvant appartenir à des groupes très différents. De même pour les plantes bulbeuses des domaines méditerranéen, australien ou du Cap; pour les plantes épineuses méditerranéennes, australiennes, chiliennes et californiennes; pour les herbes des hauts sommets des Alpes, des Andes et de l'Himalaya.

Grisebach a tenté d'interpréter tout cela; mais nos connaissances étaient alors très insuffisantes. Pour y parvenir, il eût fallu connaître la structure anatomique des végétaux dont on n'avait encore tracé que les lignes principales en 1872; il eût fallu connaître les climats. C'est en 1887 seulement que Woeikoff a donné ses deux volumes intitulés «Die Klimate der Erde» et dix ans plus tard que J. Hann a publié son manuel de Climatologie (1897).

Pour expliquer les rapports multiples des plantes avec le milieu, il eût fallu encore apprécier les conditions topographiques dans lesquelles vivent les plantes, les formes du relief, l'exposition, l'éclairement, tout ce qui constitue le climat local, topographique, dont personne ne se souciait ou à peu près. Il eût fallu aussi apprécier à leur valeur les caractères minéralogiques, physiques et chimiques du sol, dans leurs rapports avec la vie des plantes; c'est à peine si nous les entrevoyons aujourd'hui.

Grisebach ne pouvait donc aller beaucoup au delà des limites qu'il a atteintes. Un premier effort de synthèse, d'utilisation de toutes les données accumulées pendant un quart de siècle a été réalisé par O. Drude dans son «Handbuch der Pflanzengeographie» (1890), renouvelé par E. Warming (1895) qui a réussi à tracer un programme aussi complet qu'on pouvait le souhaiter des recherches à poursuivre pour mener à bien la besogne gigantesque du phytogéographe. Ce programme a été précisé pour certaines parties et synthétisé par C. Schröter et Kirchner (1902).

Purement *physionomique* d'abord, la géographie botanique a cherché dans les formes dominantes l'expression du climat; nous savons déjà que cette méthode est insuffisante; elle ne tient compte ni des survivants sur lesquels pèse l'hérédité des temps écoulés, ni du sol, ni de la concurrence entre les êtres vivants. Devenue *écologique*, elle est le point de départ de la physiologie expérimentale qui confirme ses données et leur assure toute leur rigueur. Elle est amenée nécessairement à être *ontogénique*, c. a. d. à rechercher le développement successif, l'évolution des êtres à la surface de la terre; comme conséquence, elle est *historique* lorsqu'elle étudie les modifications que l'homme introduit dans la répartition des plantes, l'origine des espèces cultivées, les transformations de l'agriculture qui retentissent si largement sur la distribution des sociétés humaines.

Ces efforts ont abouti à la publication d'une foule de travaux particuliers, à de remarquables monographies floristiques où les méthodes les plus rigoureuses ont été appliquées à la recherche de l'origine et des causes de la distribution géographique des espèces. Citons entre autres les travaux de R. von Wettstein (1898) sur les Gentianes, d'A. von Hayek sur les *Saxifraga* de la section *Porphyron* (1905).

Quelle est la place de la Géographie botanique dans l'ensemble des études géographiques? — Quelques savants, des géologues surtout considèrent volontiers la Géographie physique comme une dépendance directe, une suite de la Géologie. C'est lui donner un sens trop étroit et un programme trop restreint. La géographie physique ne saurait accepter cette conception d'une géologie toute de surface, d'une géologie rapetissée, étriquée, réduite à la patine de notre planète. La Géographie ne peut se limiter à l'étude de la toute petite croûte superficielle du globe, de la très petite couche d'air qui la recouvre, de la mince tranche d'eau qui l'enveloppe. Les phénomènes qui ont déterminé la formation de cette croûte, les réactions réciproques de l'atmosphère, de la géosphère et de l'hydrosphère constituent sans doute la base de la géographie physique; mais nous ne saurions admettre que les êtres vivant dans ce milieu, plantes, animaux avec l'homme soient des accessoires qu'on peut à son gré négliger ou étudier.

L'homme, tous les animaux et les plantes sont des éléments géographiques; ils ont sur la surface de notre planète une influence qu'on ne saurait méconnaître; il est juste qu'on les étudie dans leur milieu.

La Géographie physique comprend en réalité quatre divisions principales :

- 1^o la morphologie de la terre et des mers, la morphologie terrestre avec l'océanographie, dans le présent comme dans le passé, l'histoire de la terre qui se fait;
- 2^o la climatologie qui agit puissamment sur la morphologie et détermine la distribution des êtres vivants;
- 3^o la biogéographie;
- 4^o l'anthropogéographie, la géographie humaine qui est le couronnement et, par sa complexité, la partie la plus délicate et la plus difficile de la Géographie.

La végétation est fonction du climat et du sol; elle est l'expression la plus forte et la plus précise du climat. Elle est la condition primordiale, essentielle du développement, de l'existence même de l'homme à la surface de la terre. Par là, sa place est marquée entre la climatologie et la géographie de l'homme; l'anthropogéographie

en est la suite naturelle. Si la végétation est l'expression la plus parfaite de l'ensemble des conditions qui font le climat, bien plus que le sol et son relief, bien plus que le climat lui-même, elle facilite ou entrave l'expansion des sociétés humaines. Elle a déterminé le cadre où ont grandi les premiers peuples, où ils devaient grandir, de toute nécessité; elle a tracé les routes qu'ils ont suivies dans leurs migrations, leur a marqué les points où il convenait de laisser leurs essaims. Elle nous fait prévoir l'avenir normal de ces colonies que l'instinct des peuples a placées où elles pouvaient s'accroître et prospérer. La végétation impose aux sociétés leur mode de vie; elle donne aux unes l'abondance et la richesse, elle condamne les autres à la vie nomade, à l'émigration; elle marque les limites normales de leur développement. «C'est surtout la culture qui nourrit et peuple; c'est elle qui a sur la répartition géographique l'influence la plus marquée» (Duclaux).

Il est impossible de comprendre l'homme comme élément géographique, si l'on n'a d'abord fait la place de la végétation. Elle est l'introduction nécessaire à la géographie humaine; c'est ce qui marque son rang et en fait l'intérêt majeur.

Il est évident qu'il ne saurait être ici question de tout dire et d'écrire un traité de Géographie botanique. A. Engler (1899) a résumé le développement de la géographie botanique au cours du 19^e siècle, à l'occasion du centenaire d'Al. de Humboldt. Après en avoir brièvement indiqué l'origine et les débuts, il a exposé l'évolution des trois divisions qu'il considère comme principales de la phytogéographie, floristique, phytogéographie physiologique et histoire du développement des flores. Les efforts de trois quarts de siècle ont produit des travaux synthétiques, parmi lesquels il faut retenir l'essai d'Engler lui-même sur l'histoire du développement de la végétation (1878—1880), la synthèse géographique réalisée par O. Drude dans son important mémoire de 1884 et dans la série des cartes de Berghaus' physical Atlas, Abt. V, 1887, dans son Handbuch der Pflanzengeographie (1890); nous avons mentionné aussi déjà les travaux synthétiques de Warming, de Schröter et Kirchner. Des bibliographies faites avec soin dans Botanische Jahresbericht, dans Petermann's Mitteilungen, dans Jahrbücher für Systematik, dans les Annales de Géographie et ailleurs, bibliographies auxquelles s'attachent les noms des phytogéographes les plus actifs, nous dispensent de considérer ici les détails.

Nous essaierons d'indiquer les principales idées directrices et de signaler à l'appui de chacune d'elles, quelques uns des travaux qui ont le plus contribué à les préciser.

I. Floristique. Phytogéographie descriptive.

Sommaire. — Conditions désirables des travaux floristiques et des descriptions phytogéographiques. Exemples. Les cartes, les illustrations. Conclusions.

Nous ajouterons peu de chose à ce que nous avons dit plus haut à l'occasion des lacunes des travaux floristiques. Ils ont du moins le mérite d'avoir contribué à limiter les circoncriptions phytogéographiques et à en faire connaître la physionomie; mais ils ne donnent pas toujours tout ce qu'on en espère. Malgré les conseils renouvelés à plusieurs reprises par A. de Candolle, l'indication des rapports numériques des individus ou du degré de fréquence relative des espèces est presque toujours trop vague; les renseignements sur les stations, l'altitude, la nature du sol sont trop négligés. De ces lacunes résulte un grand inconvénient pour la Géographie botanique; la lecture d'une Flore ou d'un Catalogue, choisis même parmi les meilleurs, permet rarement de se faire une idée juste de la végétation d'un pays. A plus forte raison est-il impossible de préciser les faits généraux de la répartition des espèces.

Il est évident que pour acquérir toute sa valeur phytogéographique, un travail floristique ne doit pas se contenter d'énumérer toutes les espèces suivant un ordre arbitraire, sous peine de demeurer purement statistique et sans intérêt géographique ou peu s'en faut. L'énumération sans cesse renouvelée des espèces qui sont partout, jusque bien loin en dehors des limites auxquelles s'applique le travail, le charge sans profit. Au contraire, d'autres espèces caractérisent nettement une zone d'altitude ou une station parce qu'elles y occupent une place prépondérante, parce qu'elles y sont dominantes, parce qu'elles sont là et non ailleurs, parce qu'elles sont comme les réactifs du milieu étroit où elles vivent. Profitant de ces faits, le floriste réussit à donner de la circonscription qu'il étudie une description concrète, exacte, sans omettre les variations de détail avec les moindres modifications du milieu topographie ou climatique.

Dans la plupart des cas, l'indication, même précise, des localités offre beaucoup moins d'intérêt que la mention des stations; l'examen et la détermination de ces stations dans leurs rapports avec la localisation des espèces fournit à la sagacité des observateurs un aliment nouveau. Certains pensent qu'ils ont épuisé leur programme parce que, confinés dans une circonscription étroite, ils croient en connaître parfaitement la flore. Qu'ils prennent la peine de rechercher les relations que nous leur signalons entre les espèces et le milieu étroit

où elles vivent; ils ne tarderont pas à entrevoir des horizons nouveaux et à découvrir de captivants sujets d'étude.

Si les floristes veulent bien admettre qu'une carte est nécessaire pour synthétiser les faits de répartition des végétaux sur le territoire qu'ils étudient, l'établissement de cette carte exigera d'eux un travail nouveau; il les forcera à préciser mieux qu'ils ne l'ont fait souvent des faits dont ils sont pénétrés sans s'être préoccupés de les limiter.

Nous voudrions que toute œuvre floristique fût à l'avenir accompagnée d'une description phytogéographique comme nous en possédons d'excellentes et d'une grande portée. Nous avons cité celle que déjà nous devons à Beck von Mannagetta; R. Gradmann (1898) a donné une description très claire du Jura souabe. Le nom d'une foule de savants s'attache à la description floristique et phytogéographique à la fois, parfois seulement à la description phytogéographique d'une foule de pays. Parmi eux, il convient de mentionner un ouvrage qui, pour être consacré à un tout petit pays, n'en eut pas moins une grande portée générale; je veux parler du livre consacré par H. Christ à «La Flore de Suisse et ses origines». Ce n'est pas seulement une remarquable monographie analytique de la végétation de la Suisse; c'est aussi un modèle de méthode phytogéographique, une œuvre aussi complète qu'elle était possible à l'époque où elle parut. Non content d'analyser en détail la flore de la Suisse dans ses rapports avec le climat, d'en étudier l'une après l'autre les diverses subdivisions naturelles, de distinguer les éléments propres à chaque zone, Christ a montré plus nettement qu'on ne l'avait fait avant lui les migrations d'un certain nombre d'éléments de la végétation, la pénétration dans les Alpes suisses d'espèces méridionales, orientales, danubiennes et les voies suivies par elles. Il a recherché comment les espèces indigènes et immigrées ont donné naissance à des formes nouvelles endémiques. A la suite d'O. Heer, il a serré d'aussi près qu'il était possible il y a près d'un quart de siècle le problème de l'origine des divers éléments de la flore suisse.

Christ n'abstrait pas la végétation de l'homme. Il suit, de la plaine aux sommets des Alpes, son action bienfaisante ou néfaste, les travaux par lesquels il met la nature à son service, ses cultures, ses pâturages et jusqu'aux mauvaises herbes qui envahissent ses champs et ses jardins aux diverses altitudes.

Cette œuvre magistrale a exercé la plus heureuse influence sur le développement des études phytogéographiques. On peut dire qu'elle a été le point de départ de toutes les recherches poursuivies en Suisse depuis vingt ans dans le domaine de la Géographie botanique. Elles ont pris de plus en plus un caractère de grande précision; elles n'ont laissé de côté aucun des points de vue sous lesquels peuvent être en-

visagées les questions touchant à la répartition des végétaux en Suisse et l'influence s'en fait sentir bien au delà des limites de ce domaine étroit.

On peut rapporter au même ordre d'idées beaucoup d'œuvres intéressant les régions les plus diverses. Signalons, entre cent autres, la description de la région alluviale du bassin inférieur de la Léna d'A. K. Cajander (1903), les travaux de K. Goebel sur l'Amérique centrale, d'A. Engler, de Marloth sur la région du Cap, de Reiche sur la Cordillère andine, de Cockayne et de Diels sur la Nouvelle-Zélande, de Diels aussi sur la flore du Tsin ling Shan, de Sargent sur la flore forestière de l'Amérique du Nord, une foule d'études sur le même pays, par exemple de W. A. Wheeler, de Th. H. Kearney, Cockerell, Harshberger, R. Pound et Fr. Clements, Trelease.

Les procédés photographiques appliqués à la gravure ont permis de donner à l'appui des descriptions des illustrations qui ne laissent plus rien à désirer. J. Huber a commencé à illustrer par la phototypie les principaux arbres et les paysages botaniques du bassin inférieur de l'Amazone (1900—1906). R. von Wettstein a illustré de 58 planches la description de la végétation du Brésil méridional (1904). Nous devons à H. Schenck de remarquables illustrations des paysages des terres antarctiques (1905); le nom du regretté W. Schimper s'attache encore à une description des îles St Paul et Amsterdam, illustré de 5 planches. A. Engler a publié une série de 64 phototypies figurant les paysages de l'Afrique orientale allemande d'après les photographies de W. Goetze (1902). Le Comité d'organisation du Congrès international de Botanique à Vienne a mis entre les mains des congressistes une remarquable série de monographies, illustrées de la même manière, en vue des excursions qui ont précédé ou suivi le Congrès. G. Karsten et H. Schenck ont entrepris la publication d'une véritable collection de monographies illustrées par la phototypie dont le succès semble avoir dépassé les espérances de l'éditeur et des principaux auteurs. Ces procédés d'illustration ont été fort heureusement appliqués déjà à des travaux de détail, comme par exemple à une étude sur la végétation du Languedoc entre l'Hérault et le Vidourle par Marcel Hardy (1903).

De tout cela, nous pouvons tirer des conclusions.

Les travaux floristiques ne peuvent plus se contenter d'être de simples statistiques; ils doivent avoir la prétention de décrire aussi la végétation du pays auquel ils sont consacrés.

Le point de départ d'une description sincère et précise doit être la connaissance exacte des espèces et des stations qu'elles occupent, des associations qu'elles forment, des formations dans lesquelles elles se groupent.

La tâche des floristes ne sera accomplie, même pour les pays dont la flore est le mieux connue, que lorsque la statistique floristique sera complétée par celle des Bryophytes et des Thallophytes, lorsque nous aurons sur ces végétaux des flores répondant au vœu de Wimmer, c'est à dire donnant pour chaque espèce une diagnose phytogéographique, indiquant les conditions de sa vie. A cet égard, la plupart des travaux consacrés aux flores cryptogamiques laissent beaucoup à désirer; les phytogéographes n'en peuvent aujourd'hui tirer à peu près aucun parti.

Les travaux floristiques ont d'autant plus de portée géographique qu'ils intéressent des circoncriptions plus naturelles. Il convient d'éviter avec soin d'entreprendre des recherches sur des territoires arbitrairement limités par des convenances administratives; elles offrent de nombreuses causes d'erreur et d'interprétations fausses ou incomplètes.

L'obligation d'accompagner ces travaux de cartes, impose aux auteurs la précision dans l'observation des faits et cela, d'autant plus que l'échelle de la carte et les procédés d'exécution permettent d'exprimer les faits avec une plus grande rigueur.

Enfin, il est désirable que les descriptions phytogéographiques soient accompagnées de bonnes illustrations, telles que la photographie et la phototypie les rendent réalisables pour toutes les bonnes volontés.

II. Phytogéographie physiologique. Ecologie.

Sommaire. — Son but; intérêt qu'elle inspire, recherches qui s'y rapportent. Difficultés particulières à ces études; optimum écologique — Agents écologiques inertes et vivants. — Rôle de la température. — Grande importance de l'eau comme facteur écologique; le plankton. La lumière; défaut de précision de nos connaissances. — Le sol; le carbonate de chaux; l'humus. — Les climats et leurs rapports avec la végétation.

La phytogéographie physiologique a pour but de faire connaître pourquoi et de quelle manière une espèce s'harmonise avec les conditions déterminées de milieu où elle vit, pourquoi et comment des ensembles d'espèces, des associations, des formations sont adaptées au milieu, quelles particularités de structure caractérisent les adaptations à telle et telle condition du milieu physico-chimique, au climat, au sol, aux êtres vivants avec lesquels la plante est en rapport et à l'ensemble de ces conditions.

Les travaux classiques de Kerner (1887—91) ceux surtout de Drude (1890) et de W. Schimper (1898) résument bien la marche de la science dans cette direction. Les énormes progrès qu'elle a faits dans cette voie ont pour point de départ les recherches d'anatomie physiologique inaugurées par Schwendener et par Haberlandt, poursuivies depuis par un grand nombre de chercheurs.

C'est dans ce domaine surtout et grâce à 25 années d'efforts que l'œuvre de Grisebach est de beaucoup dépassée. Jusque là les botanistes avaient considéré le climat dans son ensemble ou l'avaient à peine analysé; ils avaient considéré son action d'une manière globale, sur toute la plante, accordant parfois à priori une influence prépondérante à l'un ou à l'autre quelconque des facteurs climatiques, sans analyser non plus la diversité d'action du milieu sur les différents organes, sur les différents tissus, sur les divers états de la plante à ses différents âges. Ils avaient méconnu dans la plupart des cas, les aptitudes très variées des espèces à subir l'influence des éléments divers qui constituent le milieu physico-chimique et biologique.

L'intérêt des problèmes soulevés dans ce domaine est si grand, la nécessité d'en chercher les solutions dans la nature s'impose à ce point qu'une foule de savants, même parmi ceux qui ont des responsabilités de haut enseignement et la direction d'importants services scientifiques n'ont pas hésité à les abandonner pour un temps afin d'aller aux forêts tropicales, aux déserts ou ailleurs, chercher la réponse à quelques unes des questions proposées à nos recherches. Wiesner, K. Goebel, A. Engler, R. von Wettstein, E. Warming, le regretté W. Schimper et bien d'autres ont voulu voir dans la nature ce que les laboratoires les mieux organisés, ce que les jardins botaniques les plus riches ne sauraient leur montrer. Après le laboratoire de Buitenzorg, d'où sont sortis tant d'importants travaux écologiques, en particulier quelques uns des excellents mémoires de son directeur M. Treub, d'autres laboratoires se créent, les uns dans les déserts, d'autres aux terres arctiques et sur les montagnes; des stations de recherches se multiplient au contact de l'océan avec des moyens d'étude de mieux en mieux appropriés à l'étude de toutes les questions relatives aux rapports de la vie, sous toutes ses formes, avec le milieu. On comprend enfin qu'on ne devient naturaliste que par l'étude de la nature, que pour avoir trop compté sur les laboratoires les mieux outillés des grandes villes, sur les jardins botaniques les plus riches, les hommes les mieux préparés n'ont pu voir souvent qu'une face des problèmes les plus intéressants; ils ont passé souvent à côté des solutions les plus importantes sans les entrevoir et ont parfois commis de regrettables erreurs.

L'un des premiers travaux d'anatomie physiologique qui ait une portée géographique est dû à Tschirch (1881). Il a pour objet

les relations entre la structure anatomique des organes assimilateurs et le climat et la station où vivent les plantes; puis vinrent ceux de Volken s (1884 et 1887) et une foule d'autres. Ceux de W. Schimper prennent dans cet ensemble une importance exceptionnelle, grâce à la distinction nette qu'il établit définitivement entre les différents éléments du climat dans leur action sur la structure des plantes.

Mais nous ne saurions donner une idée des progrès de la phyto-géographie physiologique sans entrer dans des détails, nécessaires pour faire connaître le point où nous sommes arrivés et les progrès à réaliser.

On a fait plus d'une tentative pour préciser les relations qui s'établissent nécessairement entre le climat et les êtres vivants, entre le climat et les végétaux surtout. Habituellement fixée en un point déterminée, la plante ne peut se soustraire aux conditions défavorables; ayant, dans la plupart des cas, besoin de la lumière solaire pour se nourrir, elle n'échappe pas à l'influence des phénomènes qui se produisent dans les couches les plus basses de l'atmosphère. L'utilisation des radiations lumineuses nécessitant son développement sur de grandes surfaces, elle subit promptement sur toutes ces surfaces l'action des moindres changements atmosphériques; il n'y a, à cet égard qu'un petit nombre d'exceptions, fournies par des plantes parasites. C'est donc avec raison qu'on attache une importance particulière à la connaissance des rapports du climat avec la végétation. L'animal échappe plus ou moins à l'influence défavorable du milieu qui l'environne; il fuit le soleil ou le froid; il se terre, il émigre. Les animaux coureurs habitent les grandes plaines découvertes et les steppes immenses, des animaux sédentaires vivent dans les forêts; des insectes, des poissons, des oiseaux entreprennent de lointains voyages à la recherche de la nourriture. La plante se soumet au milieu ou périt; elle s'y adapte ou disparaît; elle est la pierre de touche du climat.

On a cru jadis que parmi les facteurs climatiques, la température intervient à peu près seule dans la répartition des espèces à la surface de la terre. On sait aujourd'hui que l'eau, sous toutes ses formes, la température, la lumière, les vents agissent en combinant leurs effets de la manière la plus variée.

Le sol intervient aussi, mais à titre secondaire, pour éliminer rigoureusement certaines espèces, soit que certains éléments chimiques les tuent, carbonate de chaux, chlorure de sodium etc. soit qu'ils leur soient défavorables et les mettent dans un état d'infériorité dans la lutte pour la vie, soit encore que la constitution physique du sol ne permette pas leur développement.

Parmi les facteurs climatiques, la chaleur exerce une influence considérable et facile à observer; l'effet du premier froid d'automne

sur les végétaux exotiques cultivés dans nos jardins n'échappe à personne; la plante ne possède pourtant aucun mécanisme protecteur contre le froid ou le chaud. La chaleur agit sur la matière vivante et son action se révèle par ses résultats, accélération, ralentissement ou arrêt des phénomènes biologiques; mais son action est plus complexe qu'on ne l'imaginait. La vie de chaque plante s'accomplit entre deux températures extrêmes, très différentes suivant les espèces, toujours les mêmes pour une espèce donnée, déterminables par l'expérience, entre lesquelles se trouve quelque part une température optimum, également déterminable. Jusque là, rien de plus simple.

Mais chaque fonction de toute plante a ses températures minimum, optimum et maximum, germination, feuillaison, maturation des fruits, chute des feuilles. Les conditions de température les plus favorables à la vie d'une espèce répondent à un *optimum harmonique* commun à toutes les fonctions. Cet optimum n'est pas la moyenne arithmétique de tous les optimas fonctionnels; il varie au cours du développement, il s'élève en général jusqu'à la maturation des fruits. La connaissance de l'optimum harmonique fixe la possibilité pour une espèce de vivre en tel ou tel lieu, de s'y installer, d'y élire un domicile définitif, de s'y naturaliser, si elle n'y est pas indigène. Cette possibilité répond à l'*optimum écologique de l'espèce*.

La vigne, par exemple, épanouit ses bourgeons, se feuille, fleurit, forme ses fruits, ajoute ses rameaux, accumule du sucre, grossit ses grains et les mûrit à des températures très différentes. La température favorable pour l'accomplissement d'un phénomène est insuffisante pour le suivant. La vigne donne le maximum de produits dans les pays où la température est, pour chaque saison, voisine de l'optimum propre aux fonctions qui s'accomplissent en cette saison, et au total, plus ou moins rapproché de l'optimum écologique. On n'a quelques notions des optimas fonctionnels et de l'optimum écologique que pour un très petit nombre d'espèces cultivées dans un intérêt économique. On n'en sait rien pour l'immense majorité des végétaux, en particulier pour les Bryophytes et les Thallophytes, qui jouent pourtant un rôle si considérable et manifestent tant de particularités dans leurs rapports avec le climat.

Ce n'est pas tout. Toute plante se comporte vis-à-vis des différents facteurs climatiques comme elle le fait à l'égard de la température. L'eau à l'état de pluies, à l'état de nuages ou de vapeur joue dans la répartition des plantes un rôle au moins aussi considérable que la température; on ne l'a pas assez analysé. Du moins est il évident. Contrairement à la température qui agit sur la matière vivante sans intéresser les formes, c'est l'eau qui *détermine les formes de la végétation*. Si elle est abondamment fournie à la plante sous forme utilisable, c'est-à-dire à une température assez élevée en toute saison, la végé-

tation est continue, comme dans les forêts équatoriales et essentiellement hygrophile. Si les plantes ne peuvent utiliser l'eau que pendant une saison périodiquement interrompue, leur physionomie varie suivant la mesure et les conditions où cette utilisation est possible. Les formes des arbres à feuilles caduques, à feuilles dures persistantes, à tiges junciformes sans feuilles développées, des espèces succulentes, des plantes bulbeuses ou tuberculeuses à réserves souterraines, des espèces alpines dépendent de la quantité d'eau mise à la disposition des plantes et de sa répartition suivant les saisons.

L'état hygrométrique et la nébulosité entrent aussi en ligne de compte, soit par elles-mêmes, soit en modifiant la transpiration et la lumière et avec elle la décomposition de l'acide carbonique.

Sous quelque forme qu'elle intervienne, *l'eau exerce une action puissante et toujours manifeste*, que les formes extérieures traduisent de la manière la plus nette. L'eau détermine, en effet, des dispositions très spéciales, soit pour faciliter l'absorption, soit pour activer l'émission de l'eau absorbée, soit encore pour l'emmagasiner et l'utiliser avec parcimonie.

Ces notions préliminaires suffisent à montrer que les agents écologiques sont nombreux. Bien qu'ils n'agissent jamais isolément, nous sommes forcés de les étudier l'un après l'autre. On peut les distinguer en agents écologiques inertes et vivants.

Les agents écologiques inertes sont *climatiques* ou *édaphiques*. Les agents climatiques exercent leur action sur de grandes étendues de territoire, ils sont géographiques; mais le climat présente des variations locales. Le climat d'une vallée humide n'est pas celui des collines qui la bordent; le climat d'un versant ensoleillé n'est pas celui des versants ombragés d'une même montagne. Le voisinage de la mer présente des particularités par rapport aux plaines situées immédiatement en arrière. Il faut tenir compte de ces variations à petite distance qui se révèlent d'une manière frappante dans les caractères de la végétation; il faut donc distinguer les climats locaux ou topographiques.

Le facteur édaphique par excellence est le sol considéré dans ses qualités physiques et dans ses propriétés chimiques. Grisebach a ignoré ou négligé ces influences du sol qui avaient fait pourtant l'objet de discussions retentissantes peu d'années avant qu'il écrivit son livre. Elles étaient, il faut le dire, très obscures et, bien que leur étude ait été poursuivie par des méthodes de plus en plus rigoureuses à mesure que la chimie biologique est mieux connue, nous sommes loin encore d'avoir à leur sujet des solutions complètes et décisives.

Les agents écologiques vivants peuvent agir, soit sur le substratum pour le modifier en divers sens, favorables ou non à la vie végétale, soit sur la plante elle-même. La symbiose, le commensalisme,

le parasitisme, la lutte pour la vie entre les espèces expriment les principaux termes de l'action de l'être vivant sur la plante.

Examinons quelques uns des résultats obtenus. Occupons nous d'abord de quelques uns des facteurs climatiques.

A. *Température.* — Il convient de parler en premier lieu de la température, pour réduire son rôle à ce qu'il est. Dès 1874, A. de Candolle reconnaissait l'impossibilité de définir des zones de végétation d'après les isothermes et cherchait à définir des groupes physiologiques de végétaux d'après leurs exigences combinées vis-à-vis de la température et de l'humidité; c'est ainsi qu'il distinguait des végétaux hydromégathermes ou hydrothermes qui exigent pour leur développement une température moyenne de 20° au moins et beaucoup d'humidité; des végétaux mésothermes, microthermes, hékistothermes.

On sait aujourd'hui que la température doit être considérée tout autrement qu'on ne le faisait autrefois; les sommes de température auxquelles A. de Candolle attachait une grande importance ne paraissent avoir aucune signification pour la plante; les températures moyennes sont elles mêmes de peu d'importance; au contraire la vie de la plante s'accomplit entre des limites extrêmes variables aux différents stades de la vie, et surtout au voisinage de températures optimas variables aussi suivant les phases que parcourt la plante. Nous avons essayé de l'établir par un exemple; nous avons ajouté qu'on ne sait à peu près rien au sujet des optimas fonctionnels de température des plantes même les plus importantes pour l'homme et, par conséquent, moins encore de leur optimum écologique. Le minimum au dessous duquel une plante ne peut vivre varie lui-même, non seulement pour chaque espèce, mais encore pour les différents organes et les divers états de développement. C. Mez a montré (1905) que la détermination du point de congélation qui semble facile à priori, est hérissée de difficultés.

B. *Eau.* — Nous avons dit plus haut l'importance extrême de l'eau comme facteur climatique. Aucune manifestation de la vie n'est possible sans eau, aucun facteur ne détermine des dispositions morphologiques plus spéciales et plus variées.

Les rapports de la plante avec l'eau se résument en deux mots: absorption et transpiration. Des mécanismes variés régulent le courant de la transpiration; la structure des unes favorise, celle des autres retarde l'émission de l'eau absorbée. Les mécanismes qui activent l'émission de l'eau caractérisent la structure hygrophile; ceux qui activent l'absorption et retardent la transpiration caractérisent la structure xérophile. Les végétaux xérophiles redoutent les climats pluvieux, ils sont ombrophobes; les végétaux hygrophiles les recherchent, ils sont ombrophiles, suivant les termes adoptés par J. Wiesner (1893). Il est essentiel de retenir qu'il n'y a pas de concordance

nécessaire entre les propriétés physiques du sol et les aptitudes physiologiques des végétaux. Un sol très humide peut-être physiologiquement sec, c'est-à-dire incapable de céder aux végétaux l'eau dont il est pénétré. C'est le cas des sols riches en substances minérales dissoutes, chlorure de sodium, sels en général, acides etc., et des sols dont la température est au dessous d'un certain minimum; c'est ainsi que les marais salants, les tourbières à humus acide, les stations à palétuviers des tropiques sont des stations xérophiles, aussi bien que les toundras polaires. Il faut donc apporter un correctif à la notion générale en reconnaissant que les végétaux hygrophiles habitent les stations physiologiquement humides, celles dont l'eau est à la libre disposition de la plante et que les végétaux xérophiles habitent les stations physiologiquement sèches. C'est ainsi que les plantes alpines comme les espèces arctiques sont pour la plupart nettement xérophiles.

Certains végétaux ont des caractères variables suivant les saisons, hygrophiles pendant la saison où l'eau leur parvient librement, xérophiles pendant une autre saison. Les climats secs et les climats froids étant équivalents à ce point de vue, déterminent des mécanismes identiques; c'est ainsi que les arbres à feuilles caduques des pays tempérés froids sont hygrophiles en été, xérophiles en hiver. Les plantes bulbeuses du domaine méditerranéen et du Cap sont hygrophiles en hiver, xérophiles en été. C'est ainsi que nos hivers froids produisent sur la structure des végétaux les mêmes effets que la saison sèche sur les plateaux de l'Abyssinie, des Indes et de l'intérieur du Brésil. Les plantes susceptibles de modifier suivant les saisons leurs aptitudes relativement à l'absorption et à la transpiration sont dites tropophiles. Personne n'a plus contribué que W. Schimper à préciser ces faits et à les prouver par une foule d'exemples.

A chacune de ces conditions de vie correspondent des structures spéciales, si bien qu'il existe une relation rigoureuse entre la faculté que possèdent les plantes de diminuer ou d'activer leur transpiration, de diminuer ou d'accroître l'absorption de l'eau, de se plier à l'humidité physiologique du climat ou de lui résister. Les plantes xérophiles sont protégées contre une transpiration trop active par la réduction de leurs surfaces transpiratoires, par le développement de tissus capables d'emmagasiner l'eau, par l'épaississement de leurs membranes superficielles et par une nombreuse série de dispositions qu'on observe chez tous les xérophytes, dans quelque station qu'on les trouve; plusieurs d'entre elles se manifestent ou disparaissent dans les individus d'une même espèce, suivant qu'ils croissent dans un lieu physiologiquement sec ou qu'ils ont à leur disposition l'eau libre en quantité suffisante. On ne s'étonne plus que les tourbières gorgées d'acides organiques, que les sols imprégnés de sels marins, que les sols qui demeurent gelés à une faible profondeur aient une végétation

aussi xérophile que les stations privées d'eau pendant des périodes prolongées.

Suivant donc qu'un climat met à la disposition des plantes, pendant tout le cycle végétatif, une petite quantité ou une quantité considérable d'eau susceptible d'être absorbée par elles, suivant qu'une saison utilement humide succède à une saison physiologiquement sèche, on distingue des climats à hydrophytes, à xérophytes, à trophophytes. Le climat de l'Europe tempérée froide, avec ses étés pluvieux et ses hivers froids, c'est-à-dire physiologiquement secs, est un climat trophophile; les climats équatoriaux sont essentiellement hygrophiles; le climat méditerranéen, le climat alpin, le climat arctique sont xérophiles comme les climats du Mexique, du Cap, de l'Australie intérieure.

Les recherches ont été si nombreuses sur les adaptations des plantes aux climats secs et humides, qu'il serait impossible de les énumérer. W. Schimper a résumé les plus importantes de celles qui ont été publiées avant l'apparition de l'œuvre capitale qui a précédé de près sa mort. L'année suivante A. Engler en a mentionné un grand nombre à l'occasion de son étude sur le développement de la Géographie botanique pendant le 19^e siècle (1899).

Il est important de retenir d'ailleurs, que toutes les dispositions mécaniques réalisées par les espèces xérophiles ne se rencontrent pas sous tous les climats xérophiles. S'il en était ainsi, la végétation xérophile aurait partout la même physionomie. Au contraire, les différentes régions à climat xérophile ont chacune un type de végétation dominant qui peut être très différent de celui d'une région où règne le même climat. La végétation xérophile du domaine méditerranéen, avec ses arbres et arbustes à feuilles persistantes, ses arbrisseaux épineux et ses Labiées odorantes, diffère complètement de la végétation des plateaux du Mexique, caractérisée par les Cactacées, les Yuccas et les Agaves, comme de celle des sommets alpins, andins ou himalayens, de celle des déserts du Sahara. Chacun de ces domaines possède son type physionomique et physiologique principal, qui lui est propre; d'autres prédominants ailleurs, y jouent un rôle secondaire. Les plantes succulentes caractérisent le climat xérophile de pays où les saisons sèches sont longues, où les froids de l'hiver sont faibles et durent peu. La réduction de la surface transpiratoire (formation d'épines, diminution et caducité des feuilles, développement de poils feutrés etc.) caractérise les climats secs, alors même que les hivers peuvent être assez rigoureux.

Les végétaux hygrophiles ont des mécanismes favorisant la transpiration. Chez les trophophytes, la plus grande partie de l'appareil transpiratoire est sacrifiée dès que commence la période physiologiquement sèche (par la chute des feuilles des arbres à feuilles caduques

de nos climats tempérés, par la disparition des organes aériens de la plupart des plantes bulbeuses et tuberculeuses des climats tempérés secs).

Les structures xérophiles des végétaux épiphytes mériteraient de nous arrêter plus spécialement que toutes les autres. Elles ont été l'objet de recherches attentives de la part de K. Goebel qui leur a consacré d'importants chapitres dans ses *Pflanzenbiologische Schilderungen* (1892—93).

Parmi les études les plus captivantes et les plus fécondes en résultats qui se rattachent à la vie végétale dans ses rapports avec l'eau, nous ne pouvons passer sous silence les recherches planktoniques qui ont depuis quinze ans attiré l'attention de nombreux savants. Le Plankton, c'est l'ensemble des organismes animaux ou végétaux vivant à la surface des eaux douces ou marines ou à une profondeur plus ou moins grande, mais sans contact avec les rivages ni le fond.

La possibilité de la vie pélagique (flottant entre deux eaux) est subordonnée à certaines conditions physiques, auxquelles correspondent divers mécanismes adaptationnels; ceux-ci sont d'autant plus nécessaires que la plupart des organismes végétaux pélagiques possèdent une motricité faible (Péridiniens) ou nulle (Diatomacées). F. Schütt a analysé (1893) un certain nombre de ces mécanismes adaptationnels. W. Oswald en a discuté le rôle et montré qu'ils contribuent à retarder indéfiniment la chute verticale: 1° par la réduction du poids spécifique qui devient sensiblement égal à celui de l'eau, grâce à la présence de substances de faible densité, telles que des gouttelettes d'huile, grâce aussi à la grande quantité d'eau introduite soit dans le corps lui-même, soit dans les enveloppes gélifiées; 2° par l'augmentation du frottement qui ralentit les déplacements et surtout le déplacement vertical de haut en bas, direction dans laquelle l'eau ambiante elle-même ne se déplace presque jamais. Les dispositions qui répondent à ce dernier objet sont particulièrement variées chez les Diatomacées; elles ont été détaillées par Schütt. Les principales de ces adaptations sont l'augmentation du volume, l'allongement linéaire, la formation de soies ou d'arêtes, simples ou rameuses, droites ou recourbées, le groupement en colonies linéaires, rectilignes, recourbées ou contournées en hélice.

Chez les Péridiniens, la vie pélagique est facilitée par la motricité spontanée, par la présence de substances légères et par l'extension des surfaces obtenues de diverses manières.

Les végétaux qui constituent le phytoplankton sont presque tous assujettis à la nécessité de vivre dans les couches liquides superficielles pour réaliser la photosynthèse chlorophyllienne. Ils deviennent très rares au dessous de 80 à 100 m. de profondeur.

On sait très peu de chose des Bactériacées marines. Parmi les plus intéressantes, il faut signaler les Bactéries dénitrifiantes qui semblent jouer un grand rôle au sein des eaux marines. Quelques autres groupes naturels sont encore représentés dans le plankton marin.

Les Diatomacées pélagiques se présentent dans les mêmes eaux en quantité très variable. Certaines peuvent apparaître en masses énormes pendant quelques jours ou quelques semaines pour disparaître ensuite très brusquement et sans presque laisser de survivants. On observe régulièrement, dans les mers froides et tempérées comme dans les lacs, deux périodes de maximum annuel, l'une au printemps, l'autre en automne. On ignore la cause de ces variations.

Les Périдиниens appartiennent tous au plankton; leur évolution collective semble dépendre surtout de la température et de la lumière. Les Périдиниens ne manquent jamais complètement dans une localité déterminée, mais ils semblent présenter un maximum vers les mois les plus chauds.

Les résultats des recherches relatives à la répartition des espèces ont conduit à un certain nombre de théories d'ensemble tendant à expliquer la répartition du plankton dans l'espace et dans le temps, sa distribution géographique générale et à établir ses relations avec l'hydrographie des grands bassins et des grands courants maritimes. On doit à Schütt les premières vues générales sur la question, mais les travaux des botanistes scandinaves ont fourni des données beaucoup plus précises, limitées malheureusement à la partie nord de l'Atlantique et aux mers circumpolaires voisines. Une première étude très suggestive de Cleve (1896) modifiée et précisée par lui en 1900, a provoqué les travaux d'Ostenfeld (1899), de Gran (1900). On ne saurait prétendre à tirer dès maintenant des conclusions précises de recherches aussi difficiles, si nouvelles et si étroitement localisées jusqu'à présent soit dans quelques lacs, soit dans un petit nombre de mers.

Ces recherches ont pourtant une grande importance économique. Le plankton est, en effet, la base de l'alimentation d'une foule d'animaux et en particulier des poissons migrateurs. Les travaux exécutés dans le nord de l'Atlantique et les recherches méthodiques poursuivies dans le nord de l'Europe et en Amérique mettent hors de doute le rôle capital que joue le plankton dans le peuplement des mers et les migrations des poissons. Il est très regrettable que certains pays méconnaissent le grand intérêt pratique qui s'attache à ces questions. Nous n'avons guère en France qu'un seul travail sur le Plankton marin; c'est à J. Pavillard (1905) que nous devons ce premier essai sur l'océanographie biologique de la Méditerranée occidentale.

C. *Lumière*. — Après l'eau, la lumière est l'agent le plus puissant qui intervienne dans la forme des plantes; comme l'eau, elle est essentiellement architectonique. Une plante soustraite à la lumière est autrement construite qu'une plante éclairée et la structure varie dans la mesure même où varie l'éclairement.

L'importance phytogéographique de la lumière est pourtant moindre que celle de l'eau et de la plupart des autres facteurs climatiques, parce que les différences d'éclairement des divers territoires ont, en somme, une amplitude faible à la surface de la terre. L'inégale intensité de l'éclairement dans les différentes régions et zones climatiques, l'accroissement de la durée des jours de l'équateur aux pôles ne manquent pas de manifester leur influence sur la végétation, mais la lumière a une importance plus grande au point de vue topographique, local, qu'au point de vue géographique.

Toutefois, il faut faire une réserve en ce qui concerne les profondeurs de la mer. Si la vie animale y est possible à de très grandes profondeurs, si peut-être les Bactériacées incolores accompagnent les animaux jusqu'aux limites de la vie, les végétaux dont la nutrition exige la photosynthèse chlorophyllienne diminuent rapidement à mesure que la lumière diminue; ils deviennent très rares vers 80 à 100 m. et cessent tout à fait, à ce qu'il semble, bien peu au dessous de ces limites.

Il faut convenir d'ailleurs que les méthodes photométriques laissent à désirer. Quoi qu'il en soit, les végétaux qui vivent aux dépens de substances organiques peuvent seuls vivre dans l'obscurité. Encore la lumière fournit-elle une source nécessaire d'énergie à d'autres fonctions; si bien que la végétation est toujours limitée et peut être considérée comme tout à fait temporaire en l'absence de lumière.

En l'absence de mesures précises, on sait pourtant que l'intensité lumineuse nécessaire à chaque fonction varie d'une espèce à une autre; si l'allongement des tiges et des racines atteint son maximum dans l'obscurité, l'accroissement des feuilles en surface y est très faible; au contraire, une lumière intense le retarde et finit par l'arrêter. L'épaississement des feuilles a son optimum à des températures notablement plus élevées que l'accroissement en surface; les feuilles très éclairées sont petites et relativement épaisses.

La lumière intervient dans l'apparition et le développement des organes reproducteurs; en général, une lumière assez intense leur est favorable; mais les mesures exactes nous manquent.

On a décrit bien des mécanismes protecteurs de la chlorophylle contre les effets fâcheux de la lumière trop intense. Berthold a fait connaître des dispositions protectrices chez les Algues Floridées; on en a signalé aussi chez les végétaux supérieurs; mais il est difficile d'y faire la part exacte de ce qui protège la plante contre la

transpiration et contre l'excès d'intensité lumineuse. L'observation démontre pourtant l'existence dans tous les groupes de végétaux, d'espèces d'ombre et d'espèces de lumière, d'espèces héliophiles et d'espèces héliophobes. J. Wiesner a fait sur ce sujet des observations comparatives d'un haut intérêt. Les plantes qui vivent sur les rochers exposés à la plus vive lumière sont héliophiles au plus haut degré; elles se déforment et s'étiolent dans des conditions d'intensité lumineuse trop vive pour certaines autres espèces. L'éclairement intense modifie la direction des feuilles; les feuilles des plantes héliophiles sont souvent verticales ou perpendiculaires aux rayons solaires, tandis que les feuilles des plantes d'ombre s'étalent horizontalement, se superposent souvent et se croisent de manière à former une sorte de mosaïque complète, qui offre à la lumière faible une surface ininterrompue. Il serait trop long d'énumérer toutes les dispositions des organes végétaux que l'on considère comme déterminées par la lumière; mais leur étude n'a peut être pas toujours été faite avec une critique suffisante.

On est mieux informé en ce qui concerne les rapports entre la lumière et la structure anatomique des feuilles: non seulement la lumière exerce une action considérable sur leurs formes extérieures et intérieures, mais encore, la plupart des plantes sont capables d'accomoder leur structure à l'éclairement; les travaux d'E. Stahl, d'Areschoug, de J. Vesque sont parmi les plus importants à signaler. à côté des remarquables efforts expérimentaux de J. Wiesner.

En résumé, nous connaissons, au sujet de l'action de la lumière sur la vie végétale et sur la répartition des végétaux, une masse de faits positifs; mais en l'absence de méthodes expérimentales qui permettent d'isoler les phénomènes et de réaliser des conditions expérimentales à l'abri de toute cause d'erreur, l'interprétation des faits demeure encore trop souvent incertaine. Lorsqu'il s'agit de lumière, les questions de minimas, d'optimas et de maximas fonctionnels dont nous avons parlé demeurent très incertaines; nous voyons se produire entre les espèces des différences énormes, nous constatons des faits évidents; mais il ne peut être question, pour le moment, ni d'établir les optimas fonctionnels de lumière pour aucune espèce, encore moins l'optimum harmonique de lumière qui représente les conditions d'intensité lumineuse les plus favorables à une espèce quelconque.

Le sol. — Le sol est l'agent édaphique par excellence. Lui aussi est un agent local, topographique plutôt que géographique. Le sol des forêts de Chêne-liège (*Quercus Suber*) et de châtaigniers (*Castanea vulgaris*) n'est pas celui des forêts de Chêne rouvre (*Quercus sessiliflora*); le Blé a d'autres exigences que le Seigle. Certaines

espèces ne vivent que dans les terrains chargés de chlorure de sodium, d'autres ne se rencontrent que dans l'humus acide des tourbières.

Certaines espèces prospèrent dans les sables et les sols très divisés, très légers, quelle que soit à peu près leur nature (espèces psammophiles), d'autres préfèrent les sols cohérents, les terres fortes; d'autres encore ne viennent bien que dans les sols formés d'éléments grossiers libres vis-à-vis les uns des autres, grèves des rivières, éboulis, etc.

Arrêtons nous aux propriétés chimiques déterminées, dans certains cas, par des substances spéciales, comme le chlorure de sodium, le carbonate de chaux et d'autres. Les sols qui contiennent une forte proportion de substances minérales à l'état soluble se laissent presque toujours reconnaître à certaines espèces qu'on ne trouve pas, d'ordinaire, là où telle ou telle substance minérale fait défaut. On a cru jadis que la silice est nécessaire au *Quercus Suber* et au *Castanea vulgaris*, que le sel marin et un aliment indispensable pour les espèces dites halophiles. Des expériences attentives ont établi que, dans certains cas du moins, le prétendu aliment nécessaire n'a aucune action directe sur la plante, que les espèces admises autrefois comme exigeant la silice ne font qu'éviter le carbonate de chaux, qu'elles sont calcifuges.

Peu de problèmes ont préoccupé les botanistes au même degré que celui-ci depuis trois quarts de siècle; il a été serré de plus près à mesure que la physiologie générale et la chimie biologique ont fait des progrès.

On sait maintenant que les végétaux exercent un choix parmi les substances qu'elles ont à leur disposition; entre le potassium et le calcium le choix porte sur le premier métal; en présence du potassium, le sodium peut être laissé complètement de côté, tandis que le calcium n'empêche pas l'absorption du sodium. Les *Fucus* absorbent beaucoup d'iode bien qu'il y en ait très peu dans les eaux de la mer; les *Corallina* absorbent et fixent sur leurs membranes une quantité de carbonate de chaux alors même qu'elles vivent sur des roches schisteuses qui ne sauraient leur fournir de calcaire. La faculté élective est pourtant limitée chez les plantes; certaines substances agissent sur elles comme des poisons, même à doses infiniment faibles; c'est le cas pour les sels d'argent et, à un degré moindre, pour les sels de cuivre (Raulin).

Comme il est général que la plante prenne d'autant plus d'un élément qu'il est en proportion plus élevée dans le substratum, il arrive qu'un élément, utile ou indifférent lorsqu'il est en faible proportion, devienne nuisible et vénéneux lorsqu'il est en proportion plus forte. C'est ce qui a lieu précisément pour le chlorure de sodium,

pour les sels de fer, et pour le carbonate de chaux à l'égard de certaines espèces végétales.

Ajoutons encore que les différentes espèces n'absorbent pas les mêmes éléments dans les mêmes proportions, aux diverses phases de leur évolution. Nous voilà ramenés au problème si complexe des minimas, optimas et maximas fonctionnels, et aux innombrables causes d'erreur qui enveloppent les recherches de physiologie expérimentale.

Relevons en passant que cette extrême diversité d'aptitude à l'égard des substances minérales contenues dans le substratum, cette diversité dans l'absorption de ces substances aux différents moments de la vie des diverses espèces, permettent à beaucoup de plantes de croître les unes à côté des autres, sur le même sol, sans qu'elles soient nécessairement en lutte pour la nutrition à un moment déterminé.

Que certaines substances soient nécessaires à une espèce donnée de plante, cela n'empêche pas qu'au delà d'un certain degré de concentration, toutes lui deviennent funestes; le degré où une substance commence à devenir nuisible dépend à la fois de sa nature et de celle de la plante. Cette inégale aptitude des plantes vis-à-vis des substances chimiques intervient en première ligne pour déterminer les différences de la flore sur des substratums chimiques différents.

Les sels dissous ont encore sur les plantes une action indirecte; ils déterminent des mécanismes protecteurs contre la transpiration, qu'il s'agisse d'ailleurs d'une substance pouvant nourrir la plante ou d'un sel non assimilable. P. Kosaroff (1900) a constaté que l'acide carbonique en dissolution dans l'eau diminue l'absorption et la transpiration; l'assimilation chlorophyllienne elle même est diminuée par la présence de sels neutres dans le milieu.

Le problème est donc beaucoup moins simple qu'il n'avait paru jadis. Il vaut donc la peine que nous donnions quelques détails au sujet de l'un des corps les plus répandus et dont la valeur phytogéographique a donné lieu au plus grand nombre d'interprétations; je veux parler du calcium.

Les combinaisons du calcium sont des azotates, phosphates et sulfates de chaux qui comptent parmi les aliments importants des plantes, des silicates peu solubles et souvent considérés comme inertes à l'égard des végétaux, constituant des feldspaths, et enfin des carbonates. Le carbonate de chaux ne semble pas jouer ordinairement le rôle d'aliment; son importance n'en est pas moins grande dans la vie des plantes. Il faut distinguer tout de suite le carbonate neutre et le bicarbonate de chaux éminemment soluble. Le premier, insoluble, ne peut pénétrer dans les tissus végétaux; le bicarbonate, au contraire, sans cesse formé dans la nature par l'action de l'acide carbonique de l'air et de l'eau sur le carbonate insoluble, peut pénétrer

dans l'organisme végétal et passe probablement sans transformations dans les vaisseaux. Le dépôt de carbonate de chaux qui recouvre beaucoup de plantes vertes est sûrement le résultat de la transformation du bicarbonate et de la précipitation du carbonate neutre à la suite de l'assimilation chlorophyllienne (N. Pringsheim).

Or, le carbonate de chaux est, dans tous les sols et dans toutes les eaux; à l'état de traces seulement dans les schistes anciens et dans certaines roches éruptives (granites à orthose, serpentine etc.), en proportion plus ou moins forte dans la plupart des granites, dans les syénites, diorites et dans toutes les roches éruptives récentes, trachytes, basaltes et laves. Le bicarbonate de chaux résultant de la dissolution du carbonate est plus ou moins absorbé par toutes les plantes. Fliche, soit seul, soit en collaboration avec Grandeau, a établi que les espèces dites silicoles, *Castanea*, *Ulex europaeus*, *Sarothamnus scoparius*, *Calluna vulgaris* ne paraissent avoir aucun besoin de silice. En présence de sols riches en chaux, ils en absorbent une quantité considérable, excessive; ils ne s'en débarrassent pas; ils l'emmagasinent dans leurs tissus, l'y rejettent en proportions énormes. On en trouve en effet jusqu'à

87 %	du poids des cendres dans le bois de	<i>Castanea vulgaris</i> ,
26 %	"	<i>Ulex europaeus</i> ,
25 %	"	<i>Sarothamnus scoparius</i>
19 %	"	<i>Erica cinerea</i>
21 %	"	<i>Calluna vulgaris</i>

Chez toutes les espèces de cette catégorie qui ont été étudiées, cet excès d'absorption de chaux est corrélative d'une diminution proportionnelle de presque tous les autres éléments des cendres. Les taux de potasse, en particulier, diminuent parallèlement à l'accroissement des taux de chaux.

De toutes les analyses effectuées sur des espèces de diverses familles considérées comme calcicoles et comme calcifuges, il résulte comme très probable que les plantes dites calcicoles occupent de préférence les sols calcaires, parce qu'elles n'y sont pas en concurrence avec d'autres espèces moins capables qu'elles de supporter l'excès de calcaire. Dans le domaine méditerranéen, toutes ou presque toutes ces plantes prétendues calcicoles viennent volontiers sur des sols non calcaires, pourvu qu'elles n'y soient pas en présence d'espèces sociales trop puissantes. Telles sont: *Buxus sempervirens*, *Helleborus foetidus*, *Eryngium campestre* et bien d'autres. En somme, le nombre des espèces observées seulement sur les sols calcaires dans le domaine méditerranéen est extrêmement limité et diminue de jour en jour. Le nombre des espèces calcifuges est très restreint aussi. Cependant l'action funeste du carbonate de chaux est facile à observer directement, en

particulier sur diverses plantes aquatiques, les *Sphagnum* et les *Drosera* par exemple.

Il semble donc bien que les plantes qui prospèrent sur le calcaire le supportent seulement. Ces résultats des études de Fliche s'appliquent également bien aux variations que présente la distribution des espèces dites calcicoles sur des sols calcaires de composition physique différente; ils expliquent en particulier pourquoi tant d'espèces dites silicicoles dans l'Europe tempérée froide ne répugnent pas à vivre sur les calcaires peu solubles dans le domaine méditerranéen. Ces calcaires sont en effet, moins altérés par l'action de l'acide carbonique et le sont moins surtout pendant la période de vie active, marquée par de longues sécheresses dans le domaine méditerranéen; c'est ainsi que les *Castanea*, *Pteris aquilina*, *Vaccinium Myrtillus*, *Ilex Aquifolium* viennent si fréquemment dans ce domaine méditerranéen et les montagnes voisines, sur des sols très franchement calcaires, ne fournissant par la dissolution qu'une minime quantité de silicate d'alumine. Grâce à leur nature compacte et grâce au climat, ces calcaires fournissent aux végétaux une proportion de chaux beaucoup moins élevée que cela n'a lieu sous les climats et dans les sols décalcifiés par les eaux pluviales, même et surtout pendant la période de vie active, des régions tempérées à pluies estivales fréquentes.

Il y a donc calcaire et calcaire et beaucoup d'espèces croissent sur les calcaires compacts et peu solubles qui ne sauraient vivre sur des roches ayant la même composition, mais offrant plus de prise à l'action dissolvante de l'acide carbonique. Il faut aussi tenir compte de la saison. Le bicarbonate de chaux formé pendant la période de vie latente peut n'être pas nuisible à beaucoup de végétaux qui seraient tués par les mêmes doses produites pendant la période de vie active, alors que les racines absorbent sans cesse les liquides du sol. Nous en avons un témoignage dans ce fait que quelques uns de ces végétaux dits silicicoles montrent des signes d'affaiblissement lorsque l'été méditerranéen est relativement pluvieux; au lieu de se développer avec plus de vigueur dans un sol moins sec qu'il n'est habituel, le *Castanea*, les espèces américaines de *Vitis*, perdent la belle couleur verte de leurs feuilles, deviennent chlorotiques et s'atrophient plus ou moins.

En résumé, les plantes prétendues calcicoles et avec elles des espèces soi-disant calcifuges auraient simplement moins à redouter l'action du carbonate de chaux en excès, dans les contrées à étés secs que dans les régions tempérées à pluies estivales.

On ignore toujours pourtant pourquoi les plantes se comportent de manière différente à l'égard de la chaux, comme on ignore pourquoi d'autres se comportent diversement à l'égard du chlorure de sodium et d'autres corps. On ignore également le mécanisme des réactions

complexes qui se produisent au sein du protoplasme vivant et auxquelles le carbonate de chaux absorbé a une part. Des tentatives ont été faites depuis peu pour l'expliquer, sans avoir encore fourni de résultats positifs.

L'action chimique du carbonate de chaux n'aurait jamais été contestée si les mêmes espèces subissaient partout son influence de la même manière. Certaines, peu nombreuses, en demeurent bien constamment éloignées; mais, d'une manière générale, la différence entre la flore des sols calcaires et celle des sols sans calcaire, n'a pas la constance qu'on lui a trop souvent attribuée d'après l'observation de territoires restreints. Bonnier, Christ, Kerner, Magnin ont donné sur ce point d'importantes observations. D'ailleurs, des formes extrêmement voisines se comportent différemment vis-à-vis de la composition du sol; Kerner a donné une longue liste de ces espèces parallèles dans les Alpes, les unes calcicoles, les autres calcifuges.

Nous avons dit que le sol constitue un agent principalement local, topographique. C'est le cas le plus général. Il semble cependant qu'en certains pays au moins, le sol soit assez uniforme sur des étendues considérables pour avoir une importance géographique. Les terres noires de Russie, le tchernozom, couvrent de vastes territoires; la latérite qui forme le sol des pays tropicaux sans forêts, le chlorure de sodium et les autres sels si abondants dans les plaines désertiques méritent, par l'étendue des territoires sur lesquels leur action s'exerce d'une manière uniforme, d'être considéré comme agents géographiques.

Les mêmes conclusions s'appliquent au chlorure de sodium dans ses relations avec les végétaux supérieurs. Si les plantes phanérogames halophiles vivent dans les sols imprégnés de sel marin, ce n'est pas qu'elles le recherchent, mais que seules elles le supportent jusqu'à un certain degré de concentration, au delà duquel toutes sont tuées. Il ne paraît pas qu'aucune plante soit capable de résister à l'action du sel marin en solution supérieure à 2 ou 3 pour 100. La possibilité de résister à l'action nuisible du sel réside pour la majorité des espèces dans ce fait qu'elles en absorbent moins que d'autres; la plupart des plantes halophiles se laissent cultiver dans les sols qui ne renferment pas de sel et plusieurs des plus beaux arbres des tropiques habituellement cultivés dans nos serres et nos jardins ne viennent, dans leur patrie, que sur les plages salées.

Il en est de même pour les autres sels qui impriment à la flore des caractères particuliers. Voilà donc une question simple et résolue qui en acquiert une grande importance phytogéographique.

L'humus. — Peu de sols sont formés uniquement d'éléments minéraux; dès que des organismes vivent sur un sol, si réduits qu'ils soient, il se forme des détritux qui décomposés et mêlés aux éléments

minéraux du sol forment l'humus. L'oxydation de ces détritits forme un peu d'acide carbonique et beaucoup d'eau et ce qui en reste demeure, en définitive, beaucoup plus riche en carbone que l'organisme vivant. Les substances protéiques forment un peu d'ammoniaque et d'acide azotique, mais la plus grande quantité de l'azote résultant de la destruction organique demeure sous forme de combinaisons difficilement dissociables et ne contribuent pas à la formation de l'humus constamment utilisé. Des Bactéries et certains Champignons sont capables de les rendre directement assimilables.

Cependant, tout humus n'est pas un substratum pour la vie végétale. Certains sont acides et forment avec les terres alcalines des combinaisons insolubles d'un brun noirâtre; l'humus acide se forme surtout dans les sols où l'oxygène pénètre difficilement; l'humus doux est formé en présence de l'oxygène en abondance. L'humus doux se développe dans les sols modérément humides et atteint son maximum de développement dans les forêts ombreuses où les animaux fouisseurs le répartissent à tous les niveaux superficiels qu'ils habitent et parcourent; sa grande perméabilité détermine la formation de produits fortement oxydés. On doit à Wollny d'avoir précisé les conditions physico-chimiques des différentes sortes d'humus, d'avoir montré leur mode de formation, les causes de la stérilité de l'humus acide, de la fertilité de l'humus doux ou neutre. Dans l'humus acide, et par suite même de cette acidité, la végétation prend un caractère xérophile, comme elle l'a dans tous les sols où des sels ou autres substances peuvent être ou devenir nuisibles aux végétaux. La plante se défend toujours de la même manière contre l'absorption de ces corps en excès en diminuant sa transpiration et par suite l'absorption par les racines. Kamienski a le premier (1881) appelé l'attention sur le rôle des Champignons dans l'utilisation de l'humus en faveur des végétaux supérieurs. On sait aujourd'hui que les mycorhizes constituent l'un des cas les plus remarquables de symbiose et remplissent une fonction très importante au point de vue de la vie et de la distribution des végétaux des forêts. Dans les sols plus ou moins riches en humus neutre, ils absorbent l'azote atmosphérique, si bien que les arbres des forêts, en particuliers les pins (*Pinus montana*) sont «améliorants» au même titre que les Papilionacées. Au contraire, dans l'humus acide, les arbres demeurent affamés d'azote dans des sols où l'azote abonde, mais sous une forme inassimilable, parce que les champignons des mycorhizes ne se développent pas ou se développent mal.

En outre, les champignons des mycorhizes enrichissent le sol en azote par les résidus qu'ils laissent dans le sol après leur mort. Ces résultats obtenus par P. C. Müller (1903), A. Möller (1902 et 1903), Fankhauser, Shibata, Henry (1904) mettent hors de doute que la couverture morte du sol et l'action exercée sur elle et sur les

couches superficielles du sol par les microorganismes sont une cause d'enrichissement considérable en azote.

Les microorganismes et, d'une manière plus générale, les êtres vivants qui habitent les couches superficielles du sol sont ainsi des agents phytogéographiques importants et des éléments considérables de richesse pour les forêts et l'agriculture.

Revenons maintenant à la notion d'optimum écologique. Nous en avons appliqué le principe à la température. Nous avons supposé jusque là qu'elle agit seule; mais l'eau (humidité relative et tension de la vapeur, brouillards, pluies et leur distribution suivant les saisons), l'atmosphère (pression, calme ou agitation, transparence etc.) la lumière agissent aussi et avec la même diversité que la température sur toutes les fonctions de la plante. Le sol, par sa composition chimique, par ses caractères physiques, par les organismes qui l'habitent, exerce également une influence considérable. On ne l'analyse, on ne fait la part de chaque élément qu'au prix d'études très attentives, vers lesquelles s'orientent de plus en plus les efforts des biologistes.

L'optimum écologique est donc la résultante de nombreux optimas propres à chaque fonction dans ses rapports avec les différents facteurs du climat et du sol et avec leurs multiples combinaisons.

L'acclimatation résulterait de la possibilité acquise par une plante d'étendre la gamme des variations qu'elle pourrait subir entre son minimum et son maximum écologique, sans cesser de parcourir toute son évolution dans des conditions normales. Cette possibilité est ordinairement très faible, il faut le reconnaître. Le plus souvent il n'y a pas acclimatation et les plantes transportées dans un pays nouveau ne font que s'y maintenir grâce à la protection de l'homme.

C'est un fait démontré par l'expérience, *une plante* quelconque *ne peut être acclimatée que là où elle trouve un ensemble de conditions de climat et de sol très voisin de celui auquel elle est adaptée dans son pays d'origine.* La conformité plus ou moins parfaite de ces conditions entre le lieu d'où elle vient et celui où on l'introduit donne la mesure exacte du succès qu'on en peut attendre; il est en raison directe de cette conformité des conditions physico-chimiques et dans le rapport le plus étroit avec elles.

On comprend dès lors quel intérêt les phytogéographes attachent à la connaissance aussi exacte que possible des relations qui existent entre les plantes et le climat.

Köppen a publié sur ce sujet un important mémoire qu'on peut considérer comme un bon résumé de nos connaissances actuelles sur ce sujet et un programme de recherches pour l'avenir. L'auteur a soin d'en signaler les points faibles. La notion de sécheresse du climat n'est pas assez scientifiquement établie; on ne connaît pas

encore assez l'évaporation et les réserves d'eau du sol etc. Ce mémoire n'en constitue pas moins aujourd'hui un précieux chapitre de Géographie physique, qui devient la base rationnelle de la Géographie agricole.

La connaissance des climats a fait de grands progrès parallèlement à celle de la flore de la plupart des pays du monde. Utilisant les travaux de Hann (1897), de Woeikoff (1883), ses études antérieures, au courant de ce qu'on sait des rapports qui existent entre la structure des végétaux et le milieu où ils vivent, Köppen a tracé une classification générale des climats dans leurs rapports avec la végétation. Il s'est efforcé, c'est ce qui fait la valeur de son œuvre, de tenir compte de tous les facteurs climatiques qui agissent sur la végétation, en les subordonnant.

C'est ainsi qu'il répartit les climats en cinq groupes principaux. Ce sont 1^o les climats de température élevée ou mégathermes; 2^o les climats secs ou xérophiles; 3^o les climats tempérés-chauds ou mésothermes; 4^o les climats tempérés-froids ou microthermes et enfin 5^o les climats très froids ou hékistothermes.

Ce groupement général ne donne pourtant aucune idée de la suite du mémoire. L'auteur a cru devoir, en effet, caractériser d'un mot ou plutôt exprimer par un seul mot chacun des ensembles qu'il a compris dans ces cinq groupes. La caractéristique est incomplète et l'expression insuffisante.

Nous ne saurions mieux l'établir qu'en entrant plus avant dans le détail de la classification de Köppen.

Les *climats mégathermes* ou climats chauds des plaines tropicales n'ont pas de saison froide; la température du mois le moins chaud est supérieure à 18° C; des pluies abondantes tombent pendant un mois au minimum. La végétation ne subit pas d'arrêt par suite du froid, mais deux périodes de repos plus ou moins longues par suite de la sécheresse; lorsqu'une période de sécheresse est nettement manifestée, c'est en hiver et au printemps qu'elle est le plus marquée. Parfois dans ces climats, on observe deux périodes pluvieuses.

On le voit, la température, sa répartition, l'humidité et sa répartition suivant les saisons, déterminent les caractères généraux de ce groupe.

Il comprend 1^o le *climat des lianes*, à peu près sans période sèche, avec un minimum de pluies supérieur à 2 mètres; l'écart entre les minimas de température du mois le plus froid et les maximas du mois le plus chaud est inférieur à 6° C.

C'est le climat des forêts toujours vertes, très hautes et très ombreuses, à développement ininterrompu, de composition extrêmement variée, avec lianes et épiphytes. C'est le domaine classique des grands Palmiers, des arbres à grandes feuilles lisses et persistantes

(*Ficus* etc.); l'aspect est le même en toute saison; les bourgeons, les feuilles, les fleurs et les fruits se renouvellent toute l'année, suivant les espèces.

Au point de vue agricole, les climats de lianes sont propres à la culture du Sagoutier, du Poivrier, du Cacaoyer, de l'arbre à pain, de la Vanille; ce sont les pays des épices des navigateurs des 16^e et 17^e siècles. Le riz et le coton y jouent aujourd'hui un rôle capital.

Les climats de lianes occupent surtout les côtes; telles les côtes orientales de l'Inde, Ceylan, la presqu'île de Malacca, le littoral de Sumatra, Java, Bornéo, des Célèbes, et la majorité de l'archipel de l'Insulinde jusqu'à 10° au N. et au S. de l'équateur.

2^o Le *climat des savanes tropicales* ou du Baobab a deux mois de sécheresse au moins et moins de 2 mètres de pluies annuelles; l'écart annuel des températures mensuelles moyennes atteint 12° C.

La végétation est interrompue; c'est un mélange de savanes ou campos, d'arbres tropicaux entremêlés d'herbes, formant des forêts claires de hauteur modérée, perdant leurs feuilles pendant la saison sèche (caatingas des brésiliens). Le Baobab (*Adansonia digitata*) en est l'arbre le plus caractéristique; les palmiers de grande taille y sont abondants; la végétation des lianes n'occupe sous ces climats que les bords de rivières où l'eau du sol supplée aux pluies qui manquent pendant une saison. Les forêts impénétrables qui couvrent les bords des rivières forment voûte lorsque les cours d'eau sont assez étroits, d'où le nom de Galeriewälder qu'elles portent communément dans les pays de langue allemande.

Les pays où règne le climat des savanes tropicales sont propres à la culture du café, du sorgho, du gingembre, des bananes, du manioc; le riz et le coton y ont la même importance que sous les climats de lianes.

Le climat des savanes tropicales occupe l'intérieur de la plupart des pays intertropicaux, de l'Insulinde, des Philippines, de l'Inde et de l'Indochine.

Les *climats xérophiles* ou secs déterminent des déserts ou des steppes et les végétations d'arbustes épineux des régions subtropicales et tempérées. La végétation subit un long repos déterminé, soit par l'absence de période pluvieuse, soit par le froid. Dans les cas extrêmes, ce repos dure plus d'une année; la plupart des plantes capables de le supporter ne le font qu'à l'état de graines (espèces monocarpiques). Dans tous les cas, les végétaux xérophiles sont diversement armés pour ralentir leur transpiration.

Les climats xérophiles sont impropres à l'agriculture, sauf en des points déterminés échappant aux conditions générales ambiantes (oasis). Ils réalisent des barrières pour la vie économique; ce sont

des pays de parcours difficile, faute d'eau et d'aliments, pays de traversée rapide, de caravanes.

L'influence du sol y devient considérable. Les pays xérophiles se couvrent volontiers de vastes dépôts de sels impropres à la végétation, comme on en voit en Algérie, dans le domaine de la Caspienne, dans l'Arizona et les états voisins de la confédération américaine; mais en dehors même des substances qui modifient la composition du sol, on sait combien diffère la végétation des dunes désertiques, du désert pierreux ou argileux en Algérie, quelle est la valeur particulières des terres noires (tchernozom) de Russie. Le vent a aussi une importance spéciale dans les régions de climats xérophiles.

Köppen distingue trois groupes de climats xérophiles; A, les climats de déserts côtiers ou du *Welwitschia* (*W. mirabilis*); B, les climats de déserts intérieurs sans froid hivernal; C, les climats de steppes et déserts à hivers rigoureux.

Laissons de côté le climat du *Welwitschia*, sur lequel Schenck a publié une remarquable série de notices et de vues phototypiques, dans Karsten et Schenck (*Vegetationsbilder*, 3. Reihe, Heft 5, 1903).

B. Le climat du Dattier est presque sans pluies. La température du mois le plus chaud est supérieure à 26° C, celle du mois le plus froid varie beaucoup; la moyenne annuelle est supérieure à 20° C; les écarts journaliers de température sont assez considérables pour déterminer la dissociation de la surface des roches; ce climat est caractérisé encore par des tempêtes de sable très chaudes et très sèches. Les végétaux des déserts sous le climat du dattier sont disposés de manière à utiliser, par un développement très rapide, les pluies qui leur arrivent de loin en loin et irrégulièrement et puiser dans les profondeurs du sol l'eau qui réussit à s'y emmagasiner. Il en résulte que, malgré la température ordinairement élevée, la période végétative y est plus courte encore que dans les régions arctiques. Le sol joue dans le paysage un rôle plus important que la végétation; la végétation est essentiellement interrompue, clairsemée. Il n'y a pas de culture possible en dehors des oasis; là, à la faveur des eaux artificiellement ramenées à la surface ou des eaux courantes plus ou moins permanentes, une végétation différente se développe sous l'abri que les dattiers (*Phoenix dactylifera*) réalisent contre l'excès de l'intensité lumineuse. La flore des oasis comprend une majorité d'espèces des pays tempérés chauds à pluies régulières. Le désert est «le pays de la soif», pays de passage et de longs parcours, patrie des animaux coureurs (chameau, cheval, autruche).

Le climat du Dattier occupe tout le Sahara jusqu'au Soudan (où règne le climat du Baobab), l'intérieur de l'Arabie, le désert de Chur à l'E. de l'Indus, l'intérieur de l'Australie etc.

Le *climat des arbustes épineux*, des Espinals ou Mezquite (*Prosopis*) occupe en Amérique des pays d'origine et de langue espagnole, comme une partie de l'Argentine, le Nouveau Mexique et une partie du Texas; il couvre une partie de l'Australie. A côté des broussailles, une végétation de Graminées couvre de grands espaces. C'est aussi le domaine des *Eucalyptus* en Australie, des *Cereus*, *Cactus* et *Agave* en Amérique, des Palmiers Doums (*Hyphaene*) dans la Thébàide et ailleurs.

Le *climat de l'Alfa* (*Stipa tenacissima*) est caractérisé par de faibles pluies d'hiver, des étés chauds et sans pluie, des hivers frais avec des gelées peu fréquentes et des chutes de neige rares. L'Adragante (*Astragalus Tragacantha*) et beaucoup d'espèces voisines caractérisent les steppes de l'Asie mineure, de la Mésopotamie et de l'Iran. L'Alfa caractérise le même climat au nord du Sahara, avec des *Artemisia*.

C'est au même groupe que Köppen rattache le *climat*, encore trop peu connu, de la *Patagonie orientale*.

En résumé, les climats secs et chauds de ce type ont une végétation très clairsemée à vie active très courte. Les cultures constantes n'y sont pas possibles. La demeure permanente de l'homme y est nécessairement limitée aux points d'eau et aux dépressions où l'eau s'emmagine.

C. Le troisième groupe de climats xérophiles comprend les déserts et steppes intérieurs à hivers rigoureux. La température moyenne du mois le plus froid y varie de $+2^{\circ}$ à -30° C; les étés y sont courts et chauds; les écarts entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud est énorme, la température moyenne du mois le plus chaud atteignant 20 et même 30° C.

A ce groupe appartiennent le *climat du Sazaoul* qui règne au Nord et à l'est de la Caspienne, sur le bassin de la mer d'Aral et toute la Sibérie méridionale, sur tout le pays au N. du plateau tibétain.

Le *climat des prairies-steppes* est moins sec que le précédent; la période végétative y est plus ou moins prolongée par des pluies d'été. Il s'étend des bouches du Danube à la Chine septentrionale à travers les bassins du Don et de la Volga, l'Oural supérieur, une partie du bassin de l'Obi et la Mongolie; il forme des îlots en Hongrie. Il occupe de grandes étendues vers le centre de l'Amérique du Nord, dans le bassin du Missouri.

Le *climats mésothermes* ou tempérés-chauds ont une période froide, des étés chauds avec une température moyenne du mois le plus chaud ordinairement supérieure à 22° C. Des climats très variés de ce groupe se dégage un type bien connu, celui de la Méditerranée, avec une période de végétation comprise entre le court hiver et

l'été chaud et sec et une autre, moins longue, en automne. Entre ce type et le *climat* tempéré toujours humide *des Fuchsia* ou le *climat* à hivers froids *des Carya* ou encore le *climat des hautes savanes* ne sortant du repos qui leur est imposé par la sécheresse que lors des averses très temporaires de l'été, il y a bien des transitions. Köppen en distingue sept. Chez les uns, le repos de la végétation est déterminé par le froid de l'hiver, chez d'autres par la sécheresse. Ce sont les climats 1° du *Camellia*; 2° des *Carya*; 3° du Maïs; 4° de l'Olivier; 5° des Bruyères; 6° des *Fuchsia*; 7° des hautes savanes.

Ces climats sont particulièrement favorables à l'expansion des sociétés humaines; ce sont des climats confortables. L'individu, la famille, la communauté sous ses diverses formes y trouvent la vie saine, facile, l'aliment abondant, le travail possible en toute saison. Ils constituent le cadre dans lequel l'humanité a pris le plus large développement.

En dehors de l'Eurasie, ils ont attiré les peuples européens, à mesure qu'ils se sont trouvés à l'étroit dans leurs limites anciennes.

Le *climat de l'Olivier*, le climat tempéré-chaud classique est caractérisé par des hivers doux et humides et par des étés secs. La température moyenne du mois la plus froid varie de $+2^{\circ}$ à $+18^{\circ}$ C. Les arbres et arbustes toujours verts ou à feuillaison estivale y constituent rarement des forêts, plus souvent des maquis étendus, occupant le sol avec des landes où les Labiées et autres plantes aromatiques s'associent en grand nombre. On y observe deux périodes de végétation déterminées l'une par l'hiver, l'autre par la longue sécheresse de l'été; la période végétative printanière est la plus longue, celle de l'automne est courte.

Un climat étroitement semblable à celui de la Méditerranée ne règne que sur l'intérieur de la Californie et le SW. de l'Australie. Au voisinage du domaine méditerranéen, il s'étend sur les pentes des montagnes jusqu'à la Perse orientale. C'est le domaine de l'Olivier, du Figuier (*Ficus Carica*), de l'Amandier, du Pistachier (*Pistacia vera*) et de la vigne qui s'étend d'ailleurs au delà des limites de ce domaine.

Le district des lacs de la haute Italie et la Colchide y forment des îlots de climat du *Camellia*, à cause du manque de sécheresse en été. Ailleurs, le climat méditerranéen passe à celui du Maïs. Sur les pentes des montagnes, il confine aux climats tempérés-froids.

Le climat méditerranéen occupe tout le pourtour du bassin de la Méditerranée, presque toute la péninsule ibérique, à l'exception des hautes montagnes et de quelques îlots de climat de l'Alfa, la France méditerranéenne jusqu'à l'altitude de 800 à 1000 m., l'Italie péninsulaire, la péninsule helléno-balkanique, les rives du Bosphore et de l'Asie-mineure, une longue bande au N. du Tigre et parallèle à ce fleuve, le littoral égyptien, la Mauritanie jusqu'au contact du climat de l'Alfa.

Le *climat des Bruyères* est le climat du Cap, de l'extrême SW de l'Australie, des côtes du Chili et de Californie.

Le *climat du Camellia* occupe en Asie toute la Chine méridionale au sud du 32^e parallèle environ, une grande partie de la Birmanie, une partie de l'Inde, le versant N. de l'Elbourz au S. de la Caspienne et la Colchide à l'E. de la Mer Noire; en Europe on ne le rencontre qu'au voisinage immédiat des lacs de la haute Italie (Lac majeur, Lac de Garde). Dans l'Amérique du N., les états méridionaux de la Confédération, la Floride en particulier, lui appartiennent, avec les plaines de l'Uruguay et de Paraguay dans l'Amérique du Sud, et en Australie les zones montagneuses de l'Ouest.

Le *climat des Carya* couvre dans l'Amérique du N., les plaines au sud des grands lacs, à l'E. et à l'W. des Alleghany et en Asie la Chine orientale et septentrionale avec une partie du bassin de l'Amour.

Le *climat du Maïs* forme la transition entre le climat des prairies-steppes et celui de l'Olivier, en ce sens que, à un hiver peu rigoureux marqué par la faible persistance des neiges, succèdent un printemps et un début d'été assez humides, mais une fin d'été et un automne secs. Rappelons, à l'occasion du choix du Maïs comme symbole de ce climat, que la *polenta* est le mets national de la haute Italie, la *mammaliga* celui des Roumains et que le pays qui environne St Louis (Missouri) n'est pas seulement le centre de la culture du Maïs en Amérique, mais aussi celui de la production des viandes de porc par l'intermédiaire du Maïs.

Ce climat occupe, en Europe, les plaines de la Roumanie, de la Bulgarie et de la Roumélie avec les bouches du Danube, la plaine de Lombardie, les zones montagneuses de la Perse et en général les montagnes qui bordent au sud les prairies-steppes de la Caspienne et de la mer d'Aral jusqu'au nord du Pamir. Son importance économique est grande; il favorise le développement des populations sédentaires au milieu de régions où la vie nomade est seule possible, entre les déserts et les steppes, entre les Arabes, les nomades slaves et les nomades tartares. L'Arménie, la Médie, le pays des Parthes, la Bactriane formaient la partie la plus riche de l'empire d'Alexandre.

Le climat des *Fuchsias* et celui des hautes savanes sont des climats montagneux tropicaux et des climats rigoureusement océaniques sous les latitudes moyennes. Les températures en sont constamment tempérées. Les écarts des températures extrêmes sont faibles. Il n'y a pas de période sans pluie en été.

Le *climat des Fuchsias* règne sur des zones d'altitude moyenne, en particulier le long de la chaîne des Andes entre les tropiques. Dans l'hémisphère austral, il s'étend autour de Valdivia, sur le littoral SE du Cap et d'Australie avec la Tasmanie et une partie de la Nou-

velle-Zélande. Sous les latitudes moyennes, il atteint à peine les côtes, comme sur le littoral W de l'Europe, le SW de l'Irlande, le Cornouaille, Guernesey, la pointe occidentale de la Bretagne, le fond du golfe de Gascogne. Des Fougères arborescentes, les *Podocarpus* sont également caractéristiques de ce climat.

Le domaine des Quinquinas (*Cinchona* sp. plur.) peut en être considéré comme une subdivision. Ces bienfaiteurs de l'humanité croissent dans leur patrie à l'E. des Andes sous des températures moyennes de 14 à 18° C, avec des oscillations insignifiantes; ils réclament dans la culture les mêmes conditions, qu'ils trouvent dans les forêts montagneuses des Indes et de Ceylan, de Java et de l'Insulinde.

Le climat des hautes savanes est marqué par une sécheresse assez grande en hiver et au printemps, par des averses abondantes et fréquentes pendant l'été, mêlées à de la grêle et de la neige aux grandes altitudes. La période de floraison correspond à la fin de l'été. Ce climat atteint de 1700 à 3400 m. au Mexique, 3800 m. au Titicaca, de 2100 à 4000 m. en Abyssinie. On peut y distinguer deux zones, une zone inférieure, des *Agave* où les Mexicains cultivent le Maïs et les *Agave* et une zone supérieure où les Péruviens cultivent le *Quinoa* et l'orge (Cuzco et à 3470 m., Mexico à 2270 m.). Dans l'ancien monde, les Euphorbes épineuses remplacent les Cactacées, les *Aloe* remplacent les *Agave*.

Les climats *microthermes* ou tempérés-froids sont caractérisés par des étés à température peu élevée, le mois le plus chaud variant comme moyenne entre 10 et 22° C, le mois le plus froid ayant une moyenne inférieure à 6° C. Le sol est couvert de neige, au moins de temps en temps pendant l'hiver et les pluies sont assez abondantes pendant l'été.

Les forêts de Conifères et les forêts d'arbres à feuilles caduques de l'hémisphère nord sont les témoignages les plus remarquables de ces climats, très favorables à la culture du Blé, et dans les parties les plus chaudes, à la culture des arbres fruitiers, de la Vigne et du Maïs.

Köppen distingue trois climats microthermes. L'un, confiné vers la pointe méridionale du continent américain, est caractérisé par les Hêtres de la section *Nothofagus*; nous ne nous y arrêterons pas. Les deux autres sont boréaux.

Le climat des chênes à feuilles caduques présente une différence d'au moins 10° C entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid; le mois le plus chaud atteint de 13 à 22° C, le mois le plus froid de +6° à -26° C. La température est supérieure à 10° pendant 4 mois au moins. La limite polaire de la culture du Blé et du Seigle d'hiver coïncide à peu près avec la limite des Chênes (*Quercus pedunculata*); ça et là seulement, elle demeure au S. de la première, comme aussi celle des arbres fruitiers.

Un grand nombre de nos arbres et de nos plantes les plus connues ont à peu près ces mêmes limites. En Europe, la plupart ne dépassent pas l'Oural vers l'Est, mais dans le bassin de l'Amour on retrouve la plupart des mêmes genres représentés par d'autres espèces. Des différences de même ordre se révèlent entre les pays occupés par ce même climat en Europe et au Canada.

Le climat des Chênes à feuilles caduques est essentiellement le climat des plaines de l'Europe occidentale. Il l'occupe tout entière à l'exception de la côte atlantique et jusqu'aux limites du climat méditerranéen, à l'exception aussi des zones élevées des montagnes. Il occupe le sud de la Norvège, de la Suède et de la Finlande jusque vers 60° Lat. N. Sa limite s'incline ensuite vers le SE et le domaine se retrécit au S. de l'Oural pour finir insensiblement au nord des steppes de l'Obi. Il occupe une grande partie du bassin de l'Amour, les côtes de la Chine septentrionale, le nord du Japon et ça et là des massifs montagneux à l'W et à l'E de l'Himalaya. En Amérique, il s'étend sur presque toute la région des Grands lacs et sur une grande étendue de la Colombie britannique; cette circonstance a une grande importance économique et sociale. Les latins de l'Europe occidentale et les Anglo-saxons s'y trouvent comme chez eux. Sans éducation préalable, ils peuvent s'y établir et prospérer, y transporter les usages et même les routines de leur pays d'origine.

Le climat des Chênes à feuilles caduques est à la fois favorable à l'agriculture et à l'élevage intensifs. Le taux du peuplement peut y être très élevé à la condition que par son travail et son intelligence l'homme sache arracher à la terre tout ce qu'elle peut lui donner.

Le climat du *Bouleau* présente une différence d'au moins 10 degrés entre le mois le plus chaud et le mois le plus froid, mais avec une période de 1 à 4 mois seulement supérieure à la moyenne de 10° C; l'été est court, mais relativement chaud, le mois le plus chaud atteignant la moyenne de 10 à 19°; l'hiver est rigoureux. Dans la plus grande partie du territoire occupé par ce climat, le sol ne dégele, même au plus fort de l'été que jusqu'à 1 m. de profondeur environ. Cependant on n'y trouve pas seulement des forêts et elles ne fournissent pas les seuls moyens d'existence et de travail pour les populations; on y fait encore de bonnes récoltes de céréales d'été; l'orge, l'avoine et la pomme de terre y peuvent être cultivés jusqu'au voisinage de la limite des arbres.

Des forêts uniformes, composées d'un petit nombre d'espèces de Conifères (*Picea excelsa*, *Pinus sylvestris* etc. couvrent la majeure partie du territoire avec des Bouleaux (*Betula*) des *Sorbus*, *Populus* et *Alnus*, et des arbrisseaux portant des baies, du type des Myrtilles, comme sous-bois.

Le climat du Bouleau s'étend sur la majorité de la péninsule scandinave au N. du 60^e parallèle (à l'exception des montagnes), de la Finlande, couvre la Russie au nord d'une ligne allant de Pétersbourg à la pointe méridionale de l'Oural (50° Lat. N.), la Sibérie septentrionale jusqu'aux rivages du Pacifique et s'étend sur la plus grande partie du Canada. Il n'est limité du côté du nord que par les toundras arctiques.

Le climat du Bouleau forme des régions de dur labeur et de races robustes. L'exploitation des forêts exige à la fois de la force physique et de l'intelligence; l'exploitation agricole ne saurait être rémunératrice sans beaucoup de science; elle est sujette à bien des accidents climatiques, étés froids, automnes prématurés, hivers prolongés. La Suède et la Finlande ont donné à cet égard d'excellents exemples et demandent à la terre tout ce qu'elle peut donner.

Les *climats hékistothermes* ou froids sont marqués par des températures moyennes inférieures à 10° C pour le mois le plus chaud. La végétation arborescente n'y est plus possible; les formes basses et rampantes des arbres peuvent seules se développer sous ces climats et seulement vers leurs points de contact avec les précédents.

Les différences d'altitude qui avaient peu d'importance dans les groupes précédents exercent dans celui-ci une influence prépondérante. Elles entraînent des variations importantes dans l'intensité des radiations lumineuses, la pression atmosphérique, l'évaporation et les précipitations. On y observe aussi de grands écarts de température annuelle d'un lieu à un autre. De ces différents éléments, Köppen déduit la nécessité de distinguer quatre climats froids.

Les végétaux sont de petite taille et leur limite extrême n'atteint pas celle des territoires climatiques; il n'y a donc pas lieu de les prendre pour symboles. Au contraire, certains animaux en sont caractéristiques par leur taille ou leur fréquence; ils fournissent une bonne désignation de ces climats, sous lesquels l'habitation permanente de l'homme est à peu près impossible. Ce sont les climats du renard blanc ou des toundras arctiques, des pingouins ou antarctique, du Yack ou du Pamir, du Chamois ou alpin, enfin le climat du froid éternel où la vie devient à peu près impossible.

Nous avons, en passant, montré par quelques exemples, comment la géographie agricole dépend surtout de la végétation, fatalement soumise aux climats. Ce n'est pas le moindre mérite de Köppen d'avoir bien établi les rapports généraux entre ces trois ordres de faits: climat, végétation et productivité du sol. Il l'a fait d'une manière très sommaire, sans commentaires. Son mémoire n'en a pas moins une importance capitale.

Cependant Köppen a accordé la même valeur à tous les végétaux comme témoignages des conditions qui font les climats, ou du moins comme expression actuelle de ces conditions. Il a négligé de tenir compte de ce qui, dans la végétation actuelle, représente les témoignages du passé. La paléobotanique nous a beaucoup appris sur ce sujet depuis un quart de siècle et peut être le savant climatologiste aurait-il pu introduire quelque simplification dans sa classification, s'il en avait tenu compte. Cette critique n'enlève rien d'ailleurs à la valeur de cette œuvre que nous considérons dans sa concision, comme un programme magistral pour les efforts de synthèse dans le domaine des rapports de la végétation et de l'agriculture avec les climats.

Drude a largement contribué aussi à introduire l'ordre et la synthèse dans le groupement des régions de végétation (1884, 1887); ses travaux sont entrés dans la domaine classique. Bien d'autres efforts ont été réalisés dans le même sens; il convient de retenir, entre cent autres, les nombreux mémoires consacrés par A. Engler à l'étude de la végétation de l'Afrique orientale allemande (1892—1903). W. Schimper, de son côté (1898) s'est préoccupé surtout de déduire de la connaissance des rapports de la plante avec le milieu, la notion des groupements biologiques; sujet très complexe, très délicat, qui exigera bien des efforts encore avant qu'on arrive à des méthodes fixes, à l'abri de toute critique. Pour le moment, relevons les lignes principales du cadre tracé par Schimper.

Les facteurs climatiques et les facteurs édaphiques agissant dans le même sens sur un grand nombre d'espèces, déterminent la constitution de certains ensembles auxquelles les mêmes conditions de milieu impriment la même physionomie. La quantité de pluies et leur répartition, l'état hygrométrique de l'air, les courants qui dessèchent plus ou moins l'atmosphère sont les facteurs principaux qui, dans les régions chaudes ou tempérées, déterminent le type de la végétation. Les forêts, les prairies, les déserts, ces types primordiaux de la végétation couvrent de grandes étendues de pays; tout changement qu'on y observe d'un lieu à un autre est, sûrement, l'expression d'un changement du climat, de l'humidité surtout. L'humidité a donc la plus grande importance géographique, puisqu'elle détermine la forme de la végétation.

Au contraire, la température détermine le caractère floristique; c'est elle qui permet l'établissement des plantes de telle et telle famille dans les contrées froides, tempérées ou chaudes; c'est elle qui permet le développement des Renonculacées, des Crucifères, des Saxifragacées, des Primulacées dans les régions froides (polaires ou alpines); c'est elle qui confine les Palmiers dans les régions chaudes, etc. Drude a tracé les grandes lignes de la distribution des principales familles de végétaux Phanérogames (1885). La magnifique publication

entreprise par Engler et Prantl et à peu près achevée maintenant par le premier de ces savants (Die natürlichen Pflanzenfamilien), donne sur cette distribution des familles suivant les climats tous les renseignements désirables.

L'action du sol se réduit en général à distribuer diversement et à nuancer les éléments rassemblés par l'humidité et par la température.

Chaque *formation*, caractérisée par une forme dominante, comprend, d'ailleurs, des éléments très variés, subordonnés aux formes dominantes. Dans la forêt, par exemple, la forme dominante est l'arbre; mais d'autres formes, arbustes, herbes, mousses, Champignons aériens ou souterrains, vivent avec l'arbre; tous ces éléments dépendent les uns des autres, soit que leur vie commune leur assure un bénéfice réciproque, soit qu'il y ait bénéfice pour certains membres au détriment des autres. Au milieu de ce groupement, la forme dominante apparaît comme l'expression exacte du climat.

L'arbre, forme dominante de la forêt, a une surface transpiratoire énorme, un système de racines absorbantes formant un réseau étendu et profond; par ces deux caractères l'arbre est essentiellement hygrophile. Tous les arbres de nos pays tempérés sont hygrophiles pendant leur période de végétation; pendant l'hiver, ils n'absorbent ni ne transpirent. Ils sont tropophiles. Grâce à leurs racines profondes, les arbres s'adaptent à des climats où règnent de longues périodes de sécheresse. Il leur suffit qu'en une saison quelconque, une forte proportion d'eau parvienne jusqu'aux extrémités des racines. Dans les forêts tropicales, la période végétative coïncide avec la saison sèche; il en est de même pour les forêts du Chili, de la Californie, du Sud-Ouest de l'Australie; cette circonstance explique avec quelle facilité les arbres de ces régions s'acclimatent dans le bassin méditerranéen. Les arbres des forêts absorbent indifféremment les eaux pluviales ou les eaux du sol qui leur arrivent au jour le jour et les eaux emmagasinées pendant l'hiver. La hauteur des arbres et la surface de leur feuillage diminuent dans la même proportion que la quantité d'eau dont leurs racines disposent; les savanes et les *scrubs* de l'Australie représentent, à cet égard, des termes extrêmes.

L'analyse des conditions favorables, suffisantes ou nécessaires à la vie des arbres peut être poussée très loin. On sait, par exemple, que la quantité d'eau nécessaire aux arbres augmente avec la température du climat; dans les pays tempérés, des espèces hygrophiles se développent à la faveur d'une quantité d'eau suffisante à peine pour alimenter des espèces xérophiles sous un climat tropical. L'état hygrométrique n'est pas moins important et manifeste les mêmes variations en rapport avec la température. Kihlman a montré que la végétation forestière n'est pas limitée dans le nord de l'Europe par l'abaissement de la température, mais par les vents secs de l'hiver;

les froids les plus intenses qui aient été observés sur la surface même de la terre se produisent dans la région forestière de la Sibérie orientale.

Les conditions les plus favorables au développement des formations forestières sont: 1^o une période végétative chaude; 2^o un sol et un sous-sol suffisamment humides; 3^o un air humide et calme, surtout en été. Les arbres hygrophiles correspondent à l'optimum du climat forestier, puis, à mesure que les conditions sont moins favorables, on observe, en série descendante: 1^o les arbres tropophiles, à feuilles caduques, des régions tempérées-froides et des régions tropicales sèches; 2^o les arbres xérophiles, de la région méditerranéenne, par exemple; 3^o les arbustes, des savanes, des *scrubs* etc.

L'herbe, la Graminée, forme dominante de la prairie, a des racines peu profondes, nombreuses, qui subissent rapidement les effets de la sécheresse. Toute région où la période chaude et la sécheresse coïncident est défavorable aux prairies; c'est le cas pour la région méditerranéenne. Les prairies sont l'une des caractéristiques des climats tempérés et humides. C'est l'humidité superficielle qui est nécessaire aux prairies; la filtration et l'évaporation l'enlevant sans cesse, les plantes superficielles l'absorbant sans cesse, la provision doit en être constamment renouvelée pendant la période de végétation. Les herbes des prairies peuvent supporter de grandes sécheresses pendant leur période de repos; il ne faut pas oublier d'ailleurs que les couches inférieures de l'atmosphère sont relativement humides et que la frottement incessant du sol ralentit l'effort des vents dont l'action desséchante est diminuée d'autant. Des pluies régulières et fréquentes, même faibles, humectant la surface du sol pendant la période végétative, une température modérée pendant cette période, telles sont les conditions les plus favorables à la constitution des prairies. Au contraire, l'humidité du sous-sol leur est à peu près indifférente; la sécheresse de l'air et le vent pendant la période de repos sont aussi à peu près sans intérêt pour elles. En Europe, la Belgique et la Hollande réalisent de la manière la plus parfaite le climat favorable aux prairies. Ce sont des pays déterminés par leur climat comme pays d'élevage.

Le désert représente un type de végétation extrême. Les pluies n'y sont pas assez abondantes pour pénétrer dans les profondeurs du sol, ce qui exclut la possibilité du développement des forêts. Les pluies n'y sont pas assez fréquentes pour maintenir une végétation continue et constante à la surface; il ne peut donc pas s'y former de prairies. Les pluies y sont temporaires, limitées à une période de courte durée; des plantes annuelles à évolution rapide, ou bulbeuses et soustraites par leur vie partiellement souterraine à l'influence funeste des grandes sécheresses, des végétaux pérennants chez les-

quels l'absorption et la transpiration sont ménagées avec la plus rigoureuse économie, constituent la population végétale du désert.

Dans cette application géographique d'une étude serrée des rapports qui existent entre la végétation et le milieu, Schimper établit dans tous les cas les relations de cause à effet. C'est ainsi que l'on apprend dans son livre à comprendre la forêt tropicale, les végétations désertiques, alpines, arctiques, celle des prairies, des steppes, des forêts des pays tempérés, les végétations halophiles etc., les diverses formations comme on les nomme couramment dans les pays de langue allemande.

Ainsi, les travaux synthétiques de Warming (1895) et de Schimper (1898) ont coordonné les recherches nombreuses consacrées depuis un quart de siècle surtout à la phytogéographie écologique. Tout dernièrement, C. Raunkiaer (1905) a cherché à découvrir des types biologiques répondant le mieux possible aux besoins de la Géographie botanique. Jusqu'ici le choix des types a été basé surtout sur la structure des organes assimilateurs; on a distingué des végétaux xérophiles, mésophiles et tropophiles, hygrophiles en considérant tantôt les adaptations à la saison favorable à la végétation, tantôt celles que détermine la saison défavorable. L'expression dans les formes de végétation en est facile à saisir.

Cependant, les différences entre les saisons défavorables étant, en général, bien plus profondes qu'entre les saisons propices à la végétation, les rapports des végétaux avec les saisons défavorables fourniront une série d'adaptations beaucoup plus nombreuses que les premières. D'ailleurs, les adaptations aux saisons défavorables sont aussi bien plus faciles à observer. Raunkiaer se flatte ainsi de déterminer des types biologiques qui représentent les différents genres de climats.

La plupart des régions de la terre ont une saison plus ou moins rigoureuse, de durée variable et qui exige une adaptation de la part des végétaux. Toutes les parties des plantes ne sont pas également sensibles aux rigueurs de la mauvaise saison. Les bourgeons aériens le sont à un haut degré; la nature et le degré de protection assurée aux bourgeons persistants et aux extrémités des rameaux ont fourni à Raunkiaer les caractères des types biologiques qu'il nous propose.

Ce sont 1^o les arbres et arbustes à bourgeons peu protégés; 2^o les plantes à bourgeons persistants placés à peu de distance de la terre, ou bien parce que les rameaux sont couchés, ou parce que les rameaux aériens meurent à l'approche de la mauvaise saison, ou bien encore parce que les rameaux demeurent toujours très courts (plantes en coussinets); 3^o chez d'autres, les bourgeons persistants se trouvent à fleur du sol où ils sont protégés par la terre et par les débris végétaux qui la recouvrent; les pousses aériennes de ces der-

nières ne vivent que pendant une saison végétative; la plupart des herbes non annuelles appartiennent à ce type; 4^o certains encore ont leurs bourgeons persistants situés dans la terre, à une profondeur variable. Ces quatre types biologiques constituent des degrés différents d'une même échelle; en allant des climats les plus propices à ceux qui le sont moins, on remarque une tendance des bourgeons persistants à se rapprocher de la surface du sol pour s'y réfugier ensuite. Un cinquième type est celui des plantes dont le développement s'accomplit en une seule saison favorable et qui passent la mauvaise saison à l'état de graines; c'est le type le mieux protégé de tous. Ces cinq types principaux se subdivisent en trente types secondaires, botanico-climatiques.

Nous ne pouvons songer à suivre l'auteur dans le détail des ingénieuses considérations qu'il expose pour appuyer ses vues; elles demandent une étude attentive qui n'a pas ici sa place.

Une fois les types botanico-climatiques établis, un autre problème se pose; il consiste à rechercher comment les espèces représentées dans ces types se classent d'après les diverses *formations* et groupes de formations. *Raunkiaer* prend là encore les types biologiques comme bases de groupement; l'essentiel est de découvrir l'espèce ou les espèces prédominantes. Chaque formation, caractérisée par l'espèce ou les espèces prédominantes, devra être rapportée à un groupe désigné d'après le type biologique qui renferme l'espèce ou les espèces dominantes. Cet effort du jeune savant danois provoquera sans aucun doute des recherches nouvelles dont la phytogéographie tirera grand profit.

En résumé, la phytogéographie biologique, toute jeune qu'elle est, a fait des progrès d'autant plus rapides qu'elle a été abordée par un plus grand nombre de travailleurs et qu'elle a trouvé dans des hommes comme E. Warming et W. Schimper des maîtres plus capables d'en synthétiser les résultats et d'en préciser les problèmes. C'est vers la précision des méthodes que tendent aujourd'hui beaucoup d'efforts. Nous avons parlé de l'expression cartographique des faits; d'autres efforts tendent activement à perfectionner l'exposition des rapports généraux de la végétation avec le milieu par un groupement de plus en plus méthodique et par une nomenclature toujours mieux appropriée. Il convient de signaler, dans cet ordre d'idées l'effort réalisé par C. Schröter et modestement caché dans une étude où on ne la chercherait pas, dans une Monographie du lac de Constance (1902).

III. Phytogéographie ontogénique.

Sommaire. — Le problème de l'origine des espèces; origine variée. — Les migrations. Origine des Conifères de l'hémisphère boréal. — Origine des Angiospermes; leur apparition pendant la période infra-crétacée; différenciation successive des climats boréaux; l'ère des Angiospermes commence à l'époque supra-crétacée; recul des Gymnospermes. Succession des flores éocène, oligocène, miocène; Apparition d'espèces qui subsistent aujourd'hui. Flore pliocène; variations dans la répartition des espèces. Pauvreté relative de la flore européenne. L'histoire de la flore de la Suisse. — Importance de ces problèmes pour la Géographie botanique.

On doit encore à Engler (1878—1880) les premiers efforts tentés pour tracer une partie de l'histoire de la distribution des végétaux à la surface de la terre. L'important mémoire, inspiré par les recherches d'O. Heer, qui attira dès lors l'attention sur le maître, provoqua bien des recherches; il faut citer entre autres celles de John Ball (1880), de C. Schröter (1883), de Blytt, Kerner, Christ, Krasan. Depuis, on a travaillé activement à reconstituer le passé de la végétation, en particulier de celle des régions boréales extra-tropicales, soit à la lumière des faits actuels, soit grâce aux données de la paléobotanique.

Le problème complexe de l'origine des espèces a reçu un certain nombre de solutions partielles qui ont été appliquées à la Géographie botanique: telle la théorie des variations de C. Nägeli, celle de la sélection naturelle et de l'adaptation aux milieux de Lamarck et Ch. Darwin; les théories plus récentes des différenciations géographiques appliquée par R. von Wettstein aux *Gentiana* de la section *Endotricha* et du dimorphisme saisonnier des espèces appliquée par le même savant aux *Euphrasia*; celle de l'origine hybride (Kerner) et enfin celle de la mutation soutenue avec éclat par Hugo de Vries. En résumé, il est permis de croire que les espèces actuelles ne se produisent pas d'une seule manière, mais que quatre procédés interviennent dans leur formation: 1^o hybridation ou croisement; 2^o sélection de variations lentes; 3^o adaptation plus ou moins rapide aux milieux; 4^o mutation.

Les migrations des espèces ont lieu surtout par étapes successives, en parcourant lentement de faibles distances. C'est le résultat des observations poursuivies par A. Blytt (1882), par J. Briquet (1890) sur la végétation actuelle de la Norvège d'une part, des Alpes savoisiennes d'autre part, poursuivies par un grand nombre de botanistes, en particulier scandinaves sur les restes subfossiles des dépôts pleistocènes. G. Andersson (1903) a publié sur ce point des re-

cherches particulièrement précises. Certains faits de distribution échappent encore à toute explication.

L'histoire du développement de la végétation actuelle est redevable de grands progrès aux recherches paléobotaniques poursuivies depuis un quart de siècle.

Résumons brièvement ce qu'on sait de l'origine probable des Conifères de l'hémisphère boréal extratropical.

L'hémisphère boréal possède, aujourd'hui comme dans le passé, la majorité des Conifères. Bien que ces végétaux s'avancent vers le Nord jusqu'aux limites extrêmes de la végétation qu'ils déterminent, ils se rapprochaient beaucoup plus du pôle aux époques géologiques antérieures. De la période jurassique à la fin de la période tertiaire, la région polaire boréale a nourri un grand nombre de ces végétaux; on les y retrouve, d'autant plus voisins des espèces actuelles qu'on se rapproche davantage de notre époque. Il y a même identité pour un certain nombre d'entre elles.

Le *Larix dahurica*, le plus septentrional des arbres actuels, s'avance jusqu'au 70^e parallèle et même, en un point, jusqu'à 70° 50' Lat. N.; mais on a trouvé des *Taxodium*, *Pinus* et *Picea* fossiles dans les dépôts tertiaires éocènes ou oligocènes jusque sur la terre de Grinnell, par 81° 46' Lat. N.

La plupart des genres comptent peu d'espèces vivantes et elles sont, pour la plupart très localisées; mais le Miocène du Groenland a fourni des restes de *Taxodium*, *Glyptostrobus*, *Sequoia*, *Cephalotaxus* (ou *Taxus*), *Chamaecyparis*, *Pinus*; le Miocène du Spitzberg, par 78° possédait les mêmes genres à l'exception de *Cephalotaxus* (ou *Taxus*) et en outre *Picea* (inclus. *Tsuga*) et *Abies*. Plusieurs de ces genres ont été observés aussi en Sibérie, à l'Alaska, à Sachalin, dans les terres polaires occidentales américaines et en Islande, représentés par diverses espèces.

A la même époque miocène, les *Sequoia*, *Taxodium*, *Glyptostrobus* vivaient dans l'Europe occidentale (France etc.); ce dernier genre vivait dans l'Amérique boréale moyenne (Nebraska); le genre *Taxodium* a été trouvé à l'état fossile dans le voisinage de l'Oural, actuellement en pleine steppe. En même temps vivaient dans l'Europe moyenne, mais moins abondants qu'aujourd'hui, *Abies*, *Picea* et *Larix*. Certains de ces genres et quelques autres qu'on ne trouve pas dans les dépôts aussi récents existaient en Europe à des époques antérieures: *Araucaria*, dès le Jurassique; *Cedrus* et *Abies* à partir de l'infra-crétacé; *Podocarpus* à la période éocène.

Les données paléobotaniques ainsi résumées semblent bien établir que toutes les Conifères vivant aujourd'hui sur l'hémisphère boréal ont eu pour berceau les terres circumpolaires ou tout au moins l'hémisphère boréal circumpolaire, le continent paléarctique.

Les découvertes accomplies en même temps dans le dernier quart de siècle ont aussi apporté bien des faits nouveaux relativement à l'histoire ontogénique des Angiospermes.

On a cru jadis à l'existence de végétaux intermédiaires, de formes de passage entre les Gymnospermes et les Angiospermes. Pendant longtemps, on a espéré découvrir dans les dépôts de végétaux fossiles, des types capables de nous renseigner sur les transitions qui ont pu exister entre les Gymnospermes et les Angiospermes, sur les rapports des Monocotylédones avec les Dicotylédones et sur leur âge relatif; mais les prétendus Proangiospermes mieux étudiés, ont été successivement attribués à des groupes différents.

Des découvertes importantes en Amérique, en Portugal, en France (Argonne) et dans le centre de l'Europe ont reculé de plus en plus l'âge d'apparition des Angiospermes, mais loin de nous éclairer sur la descendance possible de ce groupe, elles ont de plus en plus dissipé les espérances qu'on gardait à cet égard.

C'est au début de l'époque infra-crétacée que l'existence des végétaux angiospermes ne laisse plus de doute. La grande expansion des Dicotylédones caractérise la végétation de la période supra-crétacée.

La zone du climat tropical qui jusque là, s'étendait très loin vers le nord, se réduit lentement; la flore du Groenland et de l'Europe septentrionale a encore un caractère subtropical, avec des Palmiers, des Figuiers, des Cycadacées, des Fougères. Les climats, très uniformes jusqu'alors, semblent avoir commencé à se différencier à la fin de la période crétacée. A partir de ce moment, la localisation des flores s'accroît rapidement sur l'hémisphère boréal, parallèlement avec la différenciation des climats. Les types végétaux exigeant un climat tropical sont chassés successivement du voisinage du pôle et refoulés vers le Sud. Aux genres aujourd'hui subtropicaux s'entremêlent de plus en plus les genres qui ont maintenant un grand développement sous nos climats tempérés: *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Juglans*, *Acer*, *Hedera*, *Viburnum* etc.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'étude des débuts de la végétation angiospermiqne ne nous apprend rien sur la phylogénie du groupe; on ne connaît aucune forme qui puisse être considérée comme ancestrale par rapport aux Angiospermes. On ne saurait dire si les Monocotylédones sont antérieures ou non aux Dicotylédones.

Il reste bien établi aussi qu'on ne peut négliger l'histoire des formes fossiles tertiaires quand on cherche la raison de la distribution géographique des végétaux actuels. Ajoutons que l'étude des flores antérieures à l'époque tertiaire, poursuivie avec une extrême rigueur, en particulier par les paléobotanistes français et anglais (Grand'Eury, R. Zeiller, Oliver, D. H. Scott) a fourni des renseignements très précieux sur l'uniformité du climat à la surface de la

terre aux époques les plus aniennes dont nous connaissons la végétation et sur la différenciation qui a commencé à se manifester à la fin de la période houillère.

Les flores du Jurassique tout-à-fait supérieur et de l'infra-crétacé de France, du Portugal, de la Virginie, présentent encore une identité de types qui tend à prouver que les climats n'étaient pas encore différenciés, au moins sur toute l'étendue de l'hémisphère boréal, du Groenland au Japon et, par là, à l'Amérique atlantique. Il semble cependant qu'on puisse distinguer dès l'infra-crétacé un climat de montagne moins chaud que celui des plaines; le grand développement des Abiétacées correspondrait au premier; celui des Fougères et des Cycadacées à celui des plaines. Les Fougères néo-jurassiques et infra-crétacées montrent un nombre toujours plus grand de types actuels, *Gleichenia*, *Osmunda*, *Aspidium*, *Asplenium* au milieu de formes disparues; parmi les Cycadacées apparaissent les *Zamia*; *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Torreya* parmi les Conifères.

Les différents étages du Crétacé supérieur voient s'accomplir la transformation de la flore qui prend une physionomie nouvelle, celle qu'elle a aujourd'hui dans les régions de climat subtropical. Des Palmiers apparaissent; le genre *Cycas* existe. Parmi les Conifères, les *Podocarpus* se montrent et, avec ces types qui survivent mais se rattachent aux groupes les plus développés jusque là, apparaissent aussi des arbres voisins de ceux qui sont le plus répandus dans les flores boréales actuelles, des *Populus*, *Salix*, *Quercus*, *Fagus*, *Betula*, *Juglans*, *Acer*, *Hedera*, *Cornus*, *Viburnum*, *Myrica* et des genres actuellement exclus de l'Europe, *Liquidambar*, *Artocarpus*, *Persea*, *Cinnamomum*, *Liriodendron*, *Eucalyptus*. Jusque là rien ne révèle à la surface du monde une différence appréciable de climat et de végétation. La végétation était peut-être la même au Groenland et en Australie. C'est seulement tout à la fin de la période crétacée que se manifestent quelques différences suivant les latitudes; un triage se fait. Certains types cessent d'être autour du pôle arctique; la végétation arctique perd peu à peu son caractère tropical pour se rapprocher de celle de nos pays tempérés. On suit sans peine, du nord au sud, ce recul qui s'est poursuivi pendant toute la durée des temps tertiaires.

Les Angiospermes ont vite conquis la première place; mais en même temps les climats se sont différenciés et nous n'avons de renseignements positifs à partir de cette époque, que sur l'hémisphère boréal.

Sur le territoire qui forme aujourd'hui l'Europe occidentale la végétation éocène a encore un caractère franchement tropical. Les Palmiers y sont nombreux; les Amentinées, si caractéristiques des climats tempérés actuels, y sont représentés, mais en mélange avec d'autres végétaux dont les congénères sont aujourd'hui dans les régions

subtropicales de l'Asie, de l'Insulinde et de l'Amérique du Nord. Il faut s'avancer de 20 degrés vers le sud pour trouver l'analogue de cette flore. Les travertins de Sézanne en Champagne, les calcaires lacustres de Célas en Languedoc, étudiés par L. Laurent (1899), les marnes de Gélinden, celles de Novale décrites par Squinabol (1901) fournissent des renseignements concordants sur la composition des flores éocènes de l'Europe occidentale.

La flore oligocène de l'Europe n'est pas moins riche que la flore éocène. Les Palmiers y sont abondants, jusque sur les bords de la Baltique. Des Conifères nouvelles apparaissent en Europe: *Taxodium*, *Libocedrus*, *Glyptostrobus*, *Sequoia* représentés par des espèces à peine distinctes de celles qui vivent aujourd'hui sur d'autres continents; il y a encore un petit nombre de Cycadacées. Les Monocotylédones et Dicotylédones se multiplient, accusant toujours le caractère subtropical de la végétation. Mais il est important de noter qu'on voit apparaître pour la première fois, chez les Angiospermes comme chez les Gymnospermes, des formes se rattachant directement aux types vivants. Ce sont, en particulier, des *Juniperus*, *Chamaecyparis*, *Smilax*, *Salix*, *Populus*, *Alnus*, *Ostrya*, *Castanea* et *Fagus*, *Ulmus* et *Celtis*, *Laurus*, *Cercis*, *Crataegus*, *Acer*, *Pistacia*, *Rhamnus*, *Olea*, *Styrax*, *Fraxinus*. Un certain nombre de ces genres sont encore représentés, dans le domaine méditerranéen, par quelques espèces survivantes, reliques de cette période. Les célèbres dépôts oligocènes d'ambre du Samland paraissent appartenir à un niveau un peu inférieur à celui des principales flores oligocènes du midi de la France.

La flore miocène de l'Europe occidentale perd peu-à-peu ses types tropicaux qui font place à une proportion de plus en plus forte d'espèces arborescentes à feuilles caduques. Le climat paraît avoir été caractérisé par des saisons peu franchées, par des hivers doux et des étés pluvieux. Les *Quercus* du type *Robur*, si caractéristiques aujourd'hui de l'Europe occidentale, apparaissent. On trouve sous les volcans du massif central de France *Quercus Ilex* et *coccifera*. On reconnaît en même temps dans notre flore *Castanea atavia* qui paraît être l'ancêtre de *C. vulgaris*, *Salix cinerea*, *Fraxinus Ornus*, *Cercis Siliquastrum*, *Vitis vinifera*, *Taxus baccata*: des *Populus*, *Salix*, *Juglans*, *Celtis*, *Acer*, *Tilia*, *Ilex* sont voisins de ceux que nous voyons aujourd'hui dans la France méridionale ou dans la région méditerranéenne. Les Palmiers sont de plus en plus clairsemés; les *Gingko*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Libocedrus*, *Callitris*, *Glyptostrobus* abandonnent définitivement l'Europe à la fin du Miocène ou au début de la période pliocène.

La flore miocène de l'Europe occidentale est connue surtout par les travaux d'O. Heer sur les dépôts de la mollasse d'Oeningen, par ceux de Boulay, de Laurent et de Marty sur les dépôts formés au voisinage des volcans du massif central de France (Auvergne et

Ardèche). Dans son ensemble, la flore miocène de l'Europe centrale et méridionale ressemble beaucoup à la flore actuelle de l'Amérique du Nord (Etats du Sud-est); elle présente en même temps des rapports incontestables avec celle de la Chine méridionale et un certain nombre de termes communs avec les régions au sud du Caucase.

Le mouvement de recul des flores tropicales continue avec la période pliocène. *Chamaerops humilis* est le seul Palmier qui se maintienne en Provence jusqu'à la fin de la période; mais on constate toujours, même sous les latitudes de la France moyenne et sur des massifs montagneux aussi élevés alors qu'ils le sont aujourd'hui, une forte proportion d'espèces et de genres qui sont incapables de vivre sous des climats tempérés-froids comme *Torreya*, *Bambusa*, *Smilax*, *Laurus*, *Sassafras*, *Viburnum Tinus*, *Cassia*, *Celastrus*, *Zizyphus*, *Sterculia*, *Diospyros*, *Magnolia*, *Myrsine* et *Grewia*. La flore pliocène d'Auvergne, examinée par L. Laurent (1904—1905) offre un mélange remarquable d'espèces actuelles appartenant à la région tempérée de l'hémisphère boréal et de formes disparues.

La plupart des espèces encore vivantes qui figurent dans cette flore sont maintenant complètement disjointes et réparties sur des points de l'hémisphère boréal éloignés les uns des autres. On peut y distinguer quatre groupes: 1^o un groupe qui s'est maintenu dans le pays; 2^o un groupe méditerranéen et caucasien; 3^o un groupe asiatique oriental et 4^o un groupe nord-américain.

Toutes les espèces actuelles qui vivaient alors sur le territoire de la France ont une extension vers le nord moins grande qu' alors.

Nous avons signalé plus haut une ressemblance frappante entre la flore miocène de l'Europe occidentale, la flore actuelle de l'Amérique du Nord tempéré et celle de l'Orient asiatique. Cette ressemblance n'avait pas cessé pendant la période pliocène, mais elle était moins accusée, parce qu'un certain nombre de végétaux, et précisément de ceux qui la rendaient si grande, avaient cessé de vivre dans notre pays. Il y a lieu d'être frappé, en effet, de la grande richesse de la flore américaine en espèces ligneuses appartenant à une foule de familles et de genres qui étaient représentés en Europe aux périodes miocène et pliocène, qui ne le sont plus, ou qui n'ont plus qu'un représentant dans l'Europe occidentale tempérée ou dans l'ensemble de la région méditerranéenne. Sans dépasser, vers le Sud, la latitude moyenne de la Méditerranée, on compte dans l'Amérique boréale plus de 450 espèces de végétaux ligneux parmi lesquels il suffit de citer, en dehors des Conifères, les *Planera*, *Celtis*, *Liriodendron*, *Persea*, *Sassafras*, *Liquidambar*, *Cercis*, 11 *Smilax*, 13 *Juglans* ou *Carya*, 4 *Myrica*, 5 *Magnolia*, 10 *Vitis*, 3 *Styrax*, 14 *Viburnum*.

Tout tend à démontrer que le creusement de la Méditerranée, qui date du début de la période pliocène, est la cause principale de

la pauvreté relative actuelle de la flore de l'Europe occidentale. Lors des refroidissements glaciaires, la majorité des espèces tertiaires y ont succombé, dans l'impossibilité de trouver un refuge au sud des limites qu'elles avaient eues jusque là. Dans l'Amérique du Nord, en Chine, dans la région du Caucase, elles ont trouvé de vastes territoires où elles ont pu vivre, d'où elles ont pu regagner le Nord lorsque le climat fut redevenu plus clément.

Aux espèces que le climat glaciaire refoulait vers le sud, le massif des Balkans, qui n'était pas encore séparé de l'Italie méridionale par la fosse adriatique, assurait un refuge sur tout le pays qui forme aujourd'hui la Macédoine, la Thessalie et la Grèce; aussi la végétation tertiaire y a-t-elle laissé de nombreux survivants: *Pinus Peuce* tout voisin du *P. excelsa* de l'Himalaya, *Picea omorica* voisin du *P. ajanensis* de l'Asie orientale et beaucoup d'autres.

Le refroidissement qui marque le début de la période pleistocène inaugure un nouvel état de choses. La végétation arborescente si variée jusque là a été en grande partie anéantie en Europe. Il n'est plus question dans la suite d'apparition de groupes nouveaux ou de disparition de séries anciennes. Nous assisterons à des changements de distribution des êtres vivants, sans que la composition générale de la flore soit sensiblement modifiée. C'est l'époque moderne de l'histoire du monde qui commence, dont nous sommes les témoins, à laquelle nous appartenons. Elle comprend au moins trois phases principales, deux périodes de refroidissement très marqué de l'hémisphère boréal, séparées par une phase de réchauffement.

L'ère pleistocène commence par une période froide pendant laquelle le massif scandinave a été reconvert, comme le Groenland l'est aujourd'hui, d'une puissante calotte de glace, débordant bien au delà des limites de ce massif jusque sur l'ouest de l'Angleterre, jusqu'au centre de l'Allemagne, à la Russie centrale et méridionale. La plaine de l'Europe centrale, resserrée entre le bord méridional de l'*inlandsis* scandinave et les moraines frontales des glaciers des Alpes fut couverte de toundras semblables aux toundras sibériennes actuelles. La faune et la flore qui les caractérisent ont vécu en Danemarck (Hartz), en Angleterre (Cl. Reid), en Belgique, en Brandebourg, jusqu'en Saxe (Nathorst, Nehring) et dans la plaine suisse (C. Schröter), en Russie. *Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *retusa*, *reticulata*, *hastata*, *herbacea*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga oppositifolia* peuplaient les tourbières qui couvraient cette partie de l'Europe. Les renseignements concordent sur ce point, si nombreux qu'ils ne laissent pas de place au doute. Nathorst pense que le *Betula odorata* a été le seul arbre capable de vivre alors au nord des Alpes. Ces végétaux sont venus du Nord jusqu'au pied des Alpes; leurs restes jalonnent les voies qu'ils ont suivies et marquent, par le niveau qu'ils

occupent, la date de l'invasion. Ils venaient bien du Nord et ne descendaient pas des Alpes. Si, en effet, presque toutes ces espèces habitent aujourd'hui les hautes montagnes de l'Europe, certaines, comme *Salix polaris* sont tout autour du pôle arctique et ne vivent pas dans les Alpes; la présence de cette espèce dans les dépôts glaciaires de la plaine suisse suffirait à prouver l'émigration de cette flore du Nord au Sud.

Le climat de la première période glaciaire a été moins sévère dans l'Europe occidentale, si l'on en juge par ce que nous savons de la flore des lignites des environs de Nancy (P. Fliche). Les glaciers des Alpes étaient, d'ailleurs, beaucoup moins étendus sur les versants S. et E. du massif que vers le Nord; quelques espèces tertiaires exigeant un climat tempéré chaud ont pu se maintenir alors dans les vallées inférieures des Alpes méridionales et sur les bords de la Méditerranée où nous les retrouvons comme des espèces survivantes ou réfugiées.

La seconde phase pleistocène est marquée par un réchauffement du climat. Il devient plus chaud en été, froid seulement en hiver et d'autant plus qu'on s'avance davantage vers le Nord. L'inlandsis scandinave subit un retrait énorme et laisse libre la plus grande partie de la péninsule; les glaciers des Alpes reculent jusque dans les hautes vallées; les plaines de l'Europe centrale sont parcourues par des animaux surtout herbivores qui habitent maintenant les steppes de l'Europe orientale et de l'Asie transcaspienne. On a des restes de végétaux fossiles datant de cette époque provenant d'Alsace, de Lorraine et du Luxembourg, de Champagne, du Dauphiné, de Provence et du Languedoc. Ils dénotent partout un climat plus humide, un peu plus chaud et plus égal que le climat actuel des mêmes localités. A côté d'espèces qui y abondent encore, d'autres ont disparu, n'y trouvant plus des températures assez douces ni assez d'humidité.

Puis survient un nouveau refroidissement qui ramène dans les plaines les espèces établies dans les montagnes, refoule vers les plaines inférieures la végétation forestière et fait disparaître de la France moyenne *Laurus nobilis*, *Ficus Carica* et *Cercis Siliquastrum*. C'est la période de deuxième glaciation; cette fois, les glaciers ont été moins étendus et leur influence moins désastreuse pour la végétation. Le sud de la Suède était épargné et contourné par le glacier scandinave. Le climat de l'Europe occidentale, refroidi de nouveau, imposa à la flore de nouvelles migrations; mais on a peu de renseignements sur la flore de la période de deuxième glaciation. Il n'est plus possible de distinguer des phases appréciables dans le développement des flores de l'Europe occidentale.

Pendant que l'Europe occidentale se couvrait de forêts à la faveur du climat humide et chaud de la période interglaciaire, que

devenait la flore des toundras que nous avons laissée dans la plaine étroite de l'Europe centrale? Chassée par l'échauffement du climat, elle gagnait le terrain que perdait le glacier, peuplant le sol libre, reprenait possession de la Scandinavie, d'où elle était venue, et des régions arctiques, suivait vers les hautes vallées des Alpes et des Pyrénées les limites des glaciers et s'emparait des hauts sommets. La végétation des hauts massifs européens est donc, au moins en partie arctico- ou arcto-alpine. Et voici que se trouve expliquée par un ensemble de faits paléobotaniques et géologiques une particularité phytogéographique, la présence du *Betula nana* sur les basses montagnes qui forment la bordure méridionale de la grande plaine germanique. Il est, dans le Hartz, dans la chaîne hercynienne et notre Jura, l'épave vivante des peuplements de végétaux arctiques qui ont couvert les toundras de l'Europe au nord des Alpes.

La deuxième glaciation a sûrement modifié la distribution de cette végétation alpine; mais elle a épargné une partie de nos montagnes où la flore a pu se maintenir. Telles qu'elles sont distribuées aujourd'hui, les espèces alpines semblent occuper dans nos massifs les plus élevés tout le terrain qu'elles y peuvent occuper. On trouve d'ailleurs ça et là en Europe quelques espèces qui paraissent y survivre à la deuxième glaciation; mais on ne rencontre pas seulement, au milieu de la flore de l'Europe tempérée, des espèces survivantes éparses qui en rompent l'uniformité; on y trouve aussi des groupes d'espèces de même origine, isolés au milieu de populations différentes, de véritables colonies séparées des groupes auxquels elles se rattachent par de grandes distances et des barrières actuellement insurmontables. Des espèces nettement alpines occupent l'extrême sommet de modestes montagnes, bien au dessous du niveau où elles vivent dans les Alpes; on en a de nombreux exemples.

Que se passait-il à l'E. des Alpes et dans l'Europe centrale pendant le réchauffement interglaciaire? La faune y a laissé plus de fossiles que la flore; c'est une faune de steppes dont l'existence n'est compatible qu'avec une végétation de prairies; mais nous avons de la flore mieux que des restes fossiles; elle survit. On ne peut douter qu'une flore venue de l'Orient européen, de la région pontique, n'ait envahi les plaines de l'Europe centrale; on l'y trouve abondamment représentée dans la plaine du Danube, dans les Carpathes et les Balkans; elle a laissé des colonies dans l'Allemagne du Nord (Loew, 1878, Diels, 1896). La végétation des steppes occupait sans doute, au nord des Alpes, des stations sèches comme sont aujourd'hui les savarts de Champagne et les plateaux calcaires des Causses. Cette flore arrivait jusqu'au bassin occidental de la Méditerranée par les Balkans; elle n'avait pas de peine à y trouver des stations favorables. On connaît depuis longtemps l'origine pontique

d'un certain nombre de genres des flores méditerranéenne et alpine; les *Astragalus* de la section *Calycophysa* (*A. aristatus*, *nevadensis*, *narbonensis*, *alopecuroides*), les *Oxytropis*, *Rhododendron*, *Saxifraga*, *Stipa*, les *Trifolium alpinum*, *Hedysarum obscurum*, *Staphylea pinnata*, *Hippophae rhamnoides*, *Eleagnus angustifolia* nous sont venus de l'Orient. Signalons en particulier ce *Rhododendron ponticum* qui saute du Caucase à l'Algarve, en Portugal, sans qu'on l'ait jamais découvert dans les montagnes intermédiaires de l'Europe méridionale; mais on le connaît à l'état fossile dans les dépôts interglaciaires des Alpes méridionales. Il en a donc été définitivement éliminé par la deuxième glaciation. John Ball (1896) a signalé la forte proportion d'espèces que les Alpes possèdent en commun avec les massifs de l'Asie centrale et septentrionale. La flore alpine d'Europe se compose, en effet, d'éléments d'origine diverse, tous réfugiés, mais venus les uns des régions arctiques, d'autres de l'Orient, d'autres même de la région méditerranéenne. Il est facile maintenant de suivre, du Caucase à l'Espagne, la diminution progressive des éléments orientaux dans la végétation alpine.

En ce qui concerne l'origine méditerranéenne, il faut penser que lors du réchauffement interglaciaire, un certain nombre de plantes méditerranéennes en s'élevant dans nos Alpes y ont fait souche d'espèces nouvelles, montagnardes ou alpines, dont les affinités spécifiques établissent l'origine; c'est le cas pour les *Iberis*, *Biscutella*, *Aethionema*, *Ligusticum*, *Anthemis*, *Rhaponticum*, *Cerinth*, *Erinus*, *Sideritis*, *Colchicum* et *Crocus*. Ces plantes méditerranéo-alpines sont bien plus nombreuses encore dans les Pyrénées et souvent mieux caractérisées à la fois comme méditerranéennes par leur origine et comme alpines par leurs adaptations. C'est le cas, par exemple, pour les *Erodium macradenum* et *Manescari*, *Reseda glauca* et *Passerina nivalis*. Indépendamment de ces peuplements d'espèces alpines d'origine méditerranéenne, on rencontre jusque dans les Alpes de Suisse de véritables colonies d'espèces méditerranéennes, vivant à plus de cent kilomètres de leur domaine dont elles sont séparées par des obstacles infranchissables. La colonisation interglaciaire des Alpes occidentales est tout entière méditerranéenne et s'est faite par le Rhône (J. Briquet, 1890). Les espèces xérophiles, qu'elles vinssent des steppes orientales ou des bords de la Méditerranée, étaient spécialement préparées pour donner naissance à des espèces xérophiles alpines. Toutes ces questions viennent d'être résumées de la manière la plus heureuse par J. Briquet (1906).

Si nous avons développé un exemple avec certaine complaisance, c'est que quelques personnes admettent volontiers que la Phytogéographie adopte un programme trop vaste. Suivant elles, la géographie botanique serait la science des rapports de la végétation avec le

climat. Si large que soit le sens donné à ce mot, on voit combien nous sommes loin d'adopter cette manière de voir. Nous croyons fermement à l'impossibilité de comprendre exactement la vie actuelle des plantes et de saisir justement leurs rapports avec le milieu où elles vivent si on n'en connaît pas le passé. Nous sommes convaincus qu'on commettra nécessairement de graves erreurs, tant qu'on ne fera pas la part des survivants, non seulement des périodes géologiques les plus proches de nous, mais aussi des époques antérieures. Nous considérons la paléobotanique comme l'introduction nécessaire à l'étude de la Géographie botanique. La méconnaissance du passé de la végétation fait le point faible du mémoire de Köppen, qui n'en reste pas moins une œuvre considérable. Mais ignorer toute cette végétation sur laquelle pèse une longue hérédité et dont la plupart des représentants ont perdu la faculté de s'adapter au milieu, c'est se priver de puissants moyens de comprendre les rapports actuels de la végétation avec le milieu dans lequel elle évolue.

Les phytogéographes suisses l'ont parfaitement compris et leurs travaux y gagnent une valeur et une portée exceptionnelles. Marie Jerosch a résumé leur œuvre à une date récente (1903) et en a condensé les conclusions. Nous ne pouvons suivre tous leurs efforts. En dehors des faits généraux que nous venons de relever, signalons les efforts tentés par quelques uns des botanistes suisses pour découvrir les lois qui président à la distribution des plantes alpines (Chodat et Pampanini, 1902, Pampanini, 1903. P. Jaccard, 1900—1902), pour remonter à l'origine des espèces endémiques (J. Briquet, Pampanini etc.), à celle des éléments alpins (J. Briquet, Pampanini, Wettstein) etc.

De leur côté, les botanistes, les géologues et les géographes de Suède et de Norvège ont réuni leurs efforts pour tracer l'histoire du développement de la flore de la péninsule scandinave et leurs travaux viennent d'être résumés par G. Andersson (1906); il était d'autant mieux désigné pour cela qu'il a contribué plus que tout autre à édifier cette histoire. L. Adamović, de son côté, a exécuté le même travail pour la péninsule des Balkans (1906).

Il y aurait lieu de traiter ici des caractères spéciaux des flores insulaires, de l'importance spéciale qu'acquiert l'endémisme, non seulement dans les îles, mais dans les massifs montagneux et même dans les moindres montagnes, pourvu qu'elles soient isolées par des territoires de conditions très différentes. Tout cela se rattache directement à l'histoire du développement des flores dans le passé et ne saurait être compris si l'on n'est pénétré de ce fait que toute flore se compose d'éléments d'âge différent, les uns jeunes en voie d'évolution, les autres plus ou moins anciens, survivants, réfugiés ou en voie de disparition.

IV. Phytogéographie historique. La Géographie botanique et l'homme.

Sommaire. — Phytogéographie et anthropogéographie. — Action de l'homme sur la nature. Les sources des fleuves russes; les forêts de montagne; les dunes littorales. Restitution des paysages. Abaissement de la limite des forêts en montagne. — Rapports de l'Agriculture avec la végétation spontanée; Le plankton marin et les populations littorales.

La Géographie botanique et l'homme! Des gens distingués jugent que l'homme n'a pas grand'chose à voir en cette affaire, qu'il faut étudier la terre comme s'il n'y était pas. Il a, suivant eux, quelque peu troublé l'ordre de la nature; il l'a voilé dans une certaine mesure; il faut négliger ces perturbations pour ne s'attacher qu'aux lois immuables. Les floristes nous ont donné l'exemple; beaucoup négligent comme indignes de leur sollicitude, les plantes adventices, introduites parfois en grand nombre sur le territoire dont ils étudient la flore. Quelques uns savent pourtant que cette étude est féconde en enseignements d'un réel intérêt géographique.

L'homme réussit-il à planer si haut qu'il contemple la terre sans plus voir l'humanité! N'y a-t-il pas quelque orgueil à y prétendre?

Des philosophes ont reconnu dès longtemps que les races sont fonction du sol qui les porte et des climats sous lesquels elles vivent. Michelet a développé cette pensée en poète plutôt qu'en historien. A. de Humboldt se flattait de s'être «partout reporté à l'influence éternelle que la nature physique exerce sur les dispositions morales et sur le sort de l'humanité». A. P. de Candolle a donné aux intérêts économiques une bonne part de ses efforts. Le grand Ratzel a fait des rapports de la terre avec l'homme l'idée directrice de son œuvre. Nous avons fait remarquer déjà que la végétation est l'expression la plus constante et la plus forte du climat; la végétation a par conséquent avec l'humanité les relations les plus étroites.

Nous n'avons pas à justifier autrement l'importance que nous attribuons aux rapports de la Géographie des plantes avec la Géographie humaine. Nous devons du reste à l'intérêt qu'inspirent ces rapports à un certain nombre de savants des travaux si remarquables au point de vue scientifique, si profitables en même temps à l'économie humaine, que nous devons nous féliciter à tous égards de voir des hommes de science éprouvée aborder les questions dont l'étude intéresse au plus haut point la société. Il ne nous semble pas bon, vraiment, que le savant s'enferme dans sa tour d'ivoire pour s'y absorber dans une philosophie purement spéculative. Nous osons

penser même, que l'ambition de demeurer au dessus de l'humanité et de ses besoins nous égare parfois dans un dédale de problèmes sans intérêt.

Woeikoff (1901) a donné un travail très condensé sur l'action que l'homme exerce sur la terre. Cette action est de plus en plus efficace à mesure que ses moyens sont plus puissants. Il agit d'ailleurs sciemment ou à son insu. Dans les cas très nombreux où sa volonté intervient, il croit toujours agir pour son bien; mais il lui arrive trop souvent de ne voir qu'un intérêt immédiat et étroit auquel il sacrifie l'intérêt du lendemain et plus souvent l'intérêt général et éloigné.

Il agit utilement lorsqu'il régularise le débit et assure l'utilisation de l'eau. Il fait œuvre utile lorsqu'il livre à la circulation des eaux stagnantes, presque toujours nuisibles. Woeikoff pense que même les régions mortes couvertes de toundras de la Sibérie pourraient être utilisées par l'agriculture si l'on parvenait à en écouler les eaux. La puissance de l'Égypte a reposé tout entière sur l'utilisation bien ordonnée des eaux du Nil. La Perse, l'Inde, Carthage ont dû à l'utilisation des eaux une partie au moins de leur prospérité. Le «Grenier de Rome» a mérité ce nom aussi longtemps que l'eau bien aménagée entretenait dans l'Afrique mineure une fertilité comparable à celle de la Mésopotamie des Khalifes. La Mauritanie actuelle doit au travail de l'homme de nourrir une population toujours plus nombreuse.

Dans quelques cas pourtant, on reconnaît aujourd'hui la nécessité de ménager les marais des grandes plaines, sources des fleuves. Les fleuves de la Russie, en particulier, prennent leur source dans d'immenses plaines couvertes de marais qu'entouraient jadis des forêts étendues. On s'y est acharné, pendant un quart de siècle, à dessécher les marais, à détruire les forêts pour étendre aussi loin que possible la zone agricole. Forêts et marais semblaient posséder une réserve à peu près inépuisable d'humus. C'était, aux yeux des économistes, la possibilité d'étendre presque indéfiniment la zone éminemment fertile des *terres noires*. Mais voici que des cris d'alarme se sont fait entendre de tous les points de la Russie, depuis quinze ans surtout. Ingénieurs, météorologistes, botanistes ont examiné la question et reconnu le mal.

La forêt de plaine puise dans le sol une grande quantité d'eau et la rend à l'atmosphère par transpiration. Elle contribue puissamment à la circulation atmosphérique, puisqu'une forêt centenaire de hêtres enlève au sol et rend à l'atmosphère de 25.000 à 30.000 litres d'eau par hectare et par jour (von Höhnelt), ce qui correspond à une hauteur de pluies de 75 à 100 millim. par mois. Il en résulte nécessairement que la nappe d'eau du sol s'abaisse au dessous des

forêts qui l'absorbent constamment par sa surface supérieure; mais si le sol perd sans cesse une énorme quantité d'eau par la transpiration de la forêt, elle la retrouve sous forme de pluies régulières; car les expériences poursuivies en France, en Allemagne, aux Indes comme en Russie prouvent que la forêt appelle les pluies. Les forêts de plaines utilisent donc la réserve d'eau du sol et transforment ce capital mort en une source de richesse.

Quelques semaines seulement avant sa mort prématurée, E. Wollny a clairement résumé l'état de la question.

Les végétaux exercent sur l'humidité du sol une influence considérable. Le sol est toujours plus desséché dans la zone occupée par les racines de végétaux vivants que dans un sol nu; la différence est d'autant plus forte que la végétation est plus active. Il n'y a, en principe, aucune différence dans l'action des diverses sortes de végétaux; cependant on peut classer en série décroissante, au point de vue de l'absorption de l'eau, les Conifères chez lesquelles elle atteint le maximum, les arbres à feuilles caduques, les plantes herbacées vivaces, les plantes annuelles. L'absorption de l'eau varie pour chaque végétal avec les saisons, suivant la mesure de sa transpiration.

L'absorption des eaux superficielles par le sol est en rapport avec sa perméabilité, sa capacité pour l'eau, son inclinaison par rapport à l'horizon. Les végétaux augmentent la perméabilité du sol dans l'ordre suivant: végétaux cultivés, végétation ligneuse, végétation herbacée vivace. De ce que les plantes tendent à abaisser le niveau des eaux superficielles, on peut conclure que la saturation du sol par l'eau n'a lieu, pour un sol couvert de plantes, qu'après absorption d'un volume d'eau plus considérable que cela n'a lieu pour un sol nu. Il faut noter encore que les végétaux ralentissent notablement le ruissellement sur les pentes. De ce que les eaux ruissellent plus lentement, il résulte qu'une quantité plus considérable en est absorbée et emmagasinée par le sol au bénéfice de la végétation. Le couvert mort (feuilles sèches etc.) tend au même but. Grâce à ces diverses conditions, le sol forestier est dans une situation plus favorable que le sol cultivé; si ce dernier absorbe l'eau plus aisément, il la perd de même et ne la retient pas; absorbée en couche plus mince, elle est très aisément évaporée. Le couvert de la forêt n'a pas seulement pour effet de ralentir le ruissellement; il retient l'eau à la manière d'une éponge et la laisse filtrer lentement. La neige fond aussi beaucoup moins vite sur les sols couverts de végétation que sur les sols nus.

Il résulte de tout cela que la quantité d'eau portée aux rivières par les sols couverts de végétation est inférieure à celle que leur portent les sols nus; le sol couvert a surtout une action régulatrice sur le régime des fleuves. Il faut y ajouter, et cela est très impor-

tant pour les sols en pente des montagnes, que la forêt, que tout sol couvert de végétaux arrêtent beaucoup de matériaux solides et retardent le transport par les eaux de ceux qu'ils ne réussissent pas à arrêter. Demontzey (1882) a décrit dans tous ses détails le mécanisme de cette action de la végétation dans les montagnes. Les études de Surell et Cézanne (1870—72) sur ce sujet ont été le point de départ de cette œuvre poursuivie depuis bientôt un demi siècle par les forestiers français, œuvre du plus haut intérêt économique, qui prend de plus en plus le caractère d'une grande œuvre sociale, la restauration et le reboisement des montagnes. Nous ne nous y arrêterons pas pour le moment. Revenons au régime spécial des fleuves des plaines et à ceux de Russie en particulier. Il a été l'objet d'enquêtes nombreuses et attentives. Kusnezow en a résumé les conclusions (1900). Les forêts et les marais sont les sources réelles des fleuves russes dans le régime desquels on constate des altérations alarmantes. De grands fleuves menacent de n'être bientôt plus praticables comme voies commerciales. C'est la conséquence directe de la transformation de la zone des forêts en zone agricole. «Il faut, dit Kusnezow, reboiser la steppe sans compter avec la dépense, le travail et le temps. C'est à la condition seulement de reconstituer la végétation naturelle de la Russie, le mélange normal de forêts et de steppes que les terres noires de Russie, productrices des blés de l'Europe, seront débarrassées de leurs déserts, de leurs crevasses et de leurs sables mouvants.»

Dans les montagnes de l'Europe centrale et occidentale aussi, il faut voir dans les hautes tourbières, assez étendues parfois, des sources qu'il importe de ne pas tarir. On a cru pendant longtemps à la nécessité de les drainer, de les assainir comme on disait en France; on s'imaginait trouver sous les tourbières desséchées des sols agricoles d'une extrême richesse; on s'est trouvé en présence de sols formés d'humus acide qui ne produisent que de mauvais herbages, à moins qu'on ne leur donne les éléments de fertilité qui leur manquent. En raison de l'altitude à laquelle elles se trouvent et du climat qui les a produites, elles tendent sans cesse à se reformer, déjouant ainsi les efforts de l'homme. Les réduire est donc une tentative onéreuse et souvent vaine; en outre, en les desséchant, nous supprimons ces éponges qui absorbent d'énormes quantités d'eau au temps des pluies et les filtrent lentement ou les rendent à l'atmosphère pour le plus grand bien du climat et de la végétation.

L'homme agit d'une manière funeste lorsqu'il veut forcer la nature. Les forêts ont aux flancs des montagnes leur place marquée par le climat; le jour où il les a détruites, l'homme ignorant qu'elles étaient la seule protection naturelle contre les dévastations des torrents a préparé les ruines qui l'ont écrasé. Il avait cru pouvoir impunément

demander à la montagne de l'herbe pour ses troupeaux, du blé pour sa famille; elle a couvert ses près et ses champs de ses débris et ne lui a laissé que des rochers.

La nature avait mis aux rivages de nos mers un rideau protecteur; l'homme en voulut faire des champs. Les sables découverts se soulevèrent en dunes, inondèrent ses champs, engloutirent ses villages, s'étendant de plus en plus vers l'intérieur. La France, puis le Danemark et l'Allemagne ont dû reboiser les dunes. Des fautes individuelles ont causé des maux si profonds que les états se voient forcés de consacrer des sommes énormes pour les réparer (Gerhardt, 1900).

Ailleurs, des intérêts plus mesquins entrent en jeu. Les forêts de l'Ecosse ont été ruinées, transformées en landes stériles; le pays a été dépeuplé pour donner satisfaction aux fantaisies de quelques individus. L'amour de la chasse, cette survivance des âges barbares de l'humanité, ruine et déshonore ce beau pays. Les propriétaires ont chassé l'homme et l'agriculture pour avoir constamment du gibier sous leurs balles.

Le phytogéographe a le devoir de dénoncer ces crimes de lèse-humanité. Il a le devoir de contribuer de tous ses efforts à favoriser le développement des groupes humains en établissant que chaque chose a sa place marquée dans la nature, en montrant quelle est cette place, le meilleur parti que l'homme puisse tirer des produits naturels, comment il peut les remplacer sans compromettre l'ordre. Assurer à l'homme les produits végétaux les mieux appropriés au milieu où il vit et à ses besoins, assurer le maximum de production qui soit compatible avec les conditions spéciales à chaque lieu, et variables d'un lieu à un autre parfois tout voisin, c'est travailler à accroître le rendement humain si inférieur à ce qu'il pourrait être, même en beaucoup de nos pays de vieille civilisation.

Les botanistes géographes y concourent de bien des manières. Certains (H. Christ, R. Gradmann, L. Klein) ont cherché à retrouver ou à restituer les paysages primitifs dans les pays d'ancienne civilisation, à retrouver l'ordre originel sous les perturbations actuelles; c'est souvent difficile. Dans les plaines, de vastes territoires ont été dépouillés de leur végétation spontanée; on en retrouve malaisément la trace. Avec elle ont disparu beaucoup d'espèces, d'autres ont pris leur place. Dans les pays couverts encore de vastes forêts, il est rare qu'au cours des siècles des abus ou des vices d'exploitation n'aient pas modifié la forêt et détruit un certain nombre d'espèces, même parmi celles qui en faisaient la caractéristique; elles ont été, dans ce cas, remplacées par d'autres. De là cette hypothèse, souvent soutenue mais infirmée par des observations attentives, que les forêts subissent une succession naturelle d'espèces à de longs intervalles, un véritable assolement. Il est certain que les forêts de nos pays

tempérés offrent de nombreux exemples de remplacement d'espèces dominantes par d'autres. Le Sapin (*Abies pectinata*) a cédé dans presque toutes nos montagnes devant l'invasion du Hêtre (*Fagus sylvatica*). Ailleurs le Chêne vert ou le Chêne liège détruits sont remplacés par tout un cortège de végétaux de moindre taille, espèces sociales dont l'ensemble forme le maquis ou la garigue. Ce ne sont pas là des faits naturels; il est démontré que l'homme est seul responsable de ces changements. L'homme détruit en quelques jours ce que la nature a mis des siècles à réaliser. Il ne se doute pas le plus souvent des changements qu'il introduit dans les rapports des végétaux avec le sol, avec le climat, avec d'autres êtres vivants. Il faut des siècles pour ramener l'ordre; mais une foule d'exemples permettent de dire que si l'homme cessait d'agir, s'il disparaissait, la nature retrouverait ses droits et reviendrait aux formes primitives dont on trouve encore quelques témoins, même en Europe.

L'abaissement de la limite supérieure de la végétation ligneuse dans les montagnes de l'Europe a retenu l'attention d'un certain nombre de savants. Les témoignages certains s'accumulent; la limite actuelle des forêts n'est pas leur limite normale. Il y a, entre la limite actuelle et la limite qu'occupait primitivement la végétation ligneuse, une zone intermédiaire qui tend à s'élargir, à s'étendre vers le bas, aux dépens de la zone des forêts subalpines. Au début, on s'est contenté de témoignages directs; on recherchait au dessus de la limite actuelle des forêts des arbres isolés, cachés hors d'atteinte dans les fissures et les escarpements; on découvrait des souches enfouies sous les pelouses, des squelettes épars sur la montagne; on admirait les vieux arbres protecteurs, solitaires sans postérité au milieu des hauts pâturages. On avait la certitude qu'ils n'avaient pu se développer dans cet isolement. On relevait des noms de lieux qui révélaient la présence antérieure de forêts là où il n'en existe plus. Puis la question s'est élargie; la climatologie des montagnes a fait des progrès; on sait aujourd'hui que la limite supérieure de la végétation ligneuse est fixée par un ensemble de conditions variées et par leurs combinaisons multiples. Des recherches locales ont conduit à des conclusions de plus en plus générales. A mesure qu'on s'élève au dessus de la zone des pluies les plus abondantes, quelles que soient ses limites locales, on voit disparaître les grandes espèces ligneuses qui constituent les forêts. La végétation devient de plus en plus xérophile, révélant, là comme ailleurs, la plus étroite dépendance vis-à-vis du climat. Ce sont d'abord des îlots de végétation alpine en des points déterminés, sur les crêtes où le ruissellement est extrême, sur les cols balayés par les vents, partout où des accidents locaux font un climat particulier. Le moindre changement de climat entraînant une modification corrélative de la végétation et réciproque-

ment, les moindres différences dans l'ensemble de la flore traduisant fidèlement les différences de milieu, le problème se trouve précisé et moins difficile à résoudre.

Au dessus des limites actuelles des forêts, on observe partout certains végétaux qui, dans les conditions normales, vivent sous le couvert des forêts supérieures. Dans les Alpes et les Pyrénées, c'est le *Rhododendron ferrugineum* qui est le réactif de la végétation forestière, qui lui survit, qui demeure après lui comme un témoignage irrécusable (Eblin, 1901). Ailleurs, sur des sommets moins élevés, c'est le *Vaccinium Myrtillus* et d'autres espèces avec lui. En résumé, une espèce, si répandue soit elle, ne résume pas à elle seule toutes les causes intervenant pour limiter une zone naturelle de végétation.

Les zones naturelles de végétation sont caractérisées d'une manière satisfaisante, au moins dans les régions tempérées, par un ensemble d'espèces associées pour vivre en commun dans les mêmes stations comme les habitants d'une même ville. Elles vivent les unes à côté des autres, dans une dépendance nécessaire les unes à l'égard des autres, mais avec bénéfice réciproque ou bénéfice exclusif pour certains termes de l'association aux dépens des autres. Certains termes peuvent se remplacer d'un lieu à un autre; il en résulte des différences qui frappent le botaniste, qui sont d'un intérêt moindre pour le géographe. Le terme principal lui-même peut manquer pour diverses raisons; c'est ce qui a lieu dans la zone limite des forêts en montagne. Le botaniste retrouve, à sa place, les espèces qui forment son cortège ordinaire; il retrouve l'association dont il fait partie. C'est que les besoins de chaque espèce, prise isolément, varient dans des limites plus étroites que ceux de l'association; il s'établit une sorte de compensation entre les espèces; l'association exprime d'une manière synthétique les rapports entre la végétation et l'ensemble des causes qui agissent sur elle; elle réalise la synthèse des exigences physico-chimiques des espèces qui la composent. A. de Candolle avait été frappé déjà de l'existence de cette *zone d'épreuve* ou *zone contestée*; «elle existe pour toutes les limites et dans toutes les directions, en plaine comme sur le flanc des montagnes; il en résulte qu'on peut mal constater la limite moyenne d'une espèce, tandis que la limite maximum, c'est-à-dire passant par les points extrêmes, est relativement aisée à indiquer» (A. de Candolle, 1898). Eblin (1901), Sernander, Mathey (1900), Bühler (1898), Stebler et Schröter (1896), L. Adamovic (1898) et d'autres ont accumulé sur ce sujet des observations positives. Les limites de la zone sub-alpine peut être considérée comme nettement fixée dans les montagnes de l'Europe centrale. On ne saurait déterminer en mètres l'altitude où elle commence et où elle finit. Elle est très variable suivant les circonstances locales; elle est définie par ses caractères biologiques,

qui sont la traduction exacte des caractères climatiques; mais les moindres différences topographiques déterminent des variations locales qui peuvent atteindre une amplitude considérable. Il est parfaitement établi que l'abaissement de la limite des forêts constaté dans toutes les montagnes de l'Europe n'est pas déterminé par une modification de climat, qu'il est imputable à l'homme seul.

La zone alpine n'est pas moins bien définie par une végétation à peu près complètement herbacée formée surtout d'espèces pérennantes à organes végétatifs souterrains capables d'emmagasiner des réserves, à organes aériens très courts. La structure des espèces alpines est fonction de la sécheresse du climat qui augmente rapidement à mesure qu'on s'élève au dessus du niveau où les condensations atmosphériques atteignent leur maximum.

Divers procédés permettent de retrouver l'indication de la végétation primitive disparue ou altérée:

1° c'est d'abord l'observation directe des témoins, lorsqu'il en reste, jalonnant d'anciennes stations ou le domaine autrefois continu de l'espèce;

2° la linguistique donne parfois de précieux renseignements;

3° l'étude de documents préhistoriques a donné dans certains cas les indications les plus précises, à Fliche, par exemple, sur la composition ancienne des forêts de la Lorraine (1886, 1888), à K. Schröter (1883), à Neuweiler (1905) après O. Heer (1866);

4° l'observation comparative des stations où une protection efficace de l'homme permet à la végétation spontanée de se reconstituer spontanément, presque toujours cependant avec une extrême lenteur. Le forestier reboiseur, qui peut espérer que son œuvre sera durable parce qu'elle est éminemment rationnelle, *patiens quia aeternus*, voit aussi dans les forêts du midi de la France, le Sapin (*Abies pectinata*) apparaître dans les forêts de hêtres. La protection effective de l'homme suffit à lui assurer pour l'avenir la place qu'il avait perdue.

L'étude du mécanisme de la reconstitution de la végétation primitive n'est pas moins captivante, ni moins importante pour le phytogéographe, ni moins abordable pour les floristes patients et bien préparés. Les études de Fliche, en particulier celle qu'il a poursuivie sur la forêt de Champfétu en Champagne (1888), sont des modèles à suivre dans ces sortes de recherches.

On reconnaît de plus en plus la nécessité de tenir compte des rapports de la végétation avec le climat dans les entreprises agricoles. On doit à cette préoccupation d'excellents chapitres de monographies locales dues à des botanistes suisses (Baumgartner 1901, Düg-geli 1903, Geiger 1901, J. Früh et C. Schröter 1905); on leur doit tout un ensemble de travaux d'une haute portée économique publiés par Stebler et C. Schröter. La sollicitude des botanistes

pour les questions économiques et en particulier pour l'agriculture des montagnes a inspiré la création de stations et de jardins d'essais, en Suisse, en Bavière, en Autriche, en Italie et en France; plusieurs d'entre eux ont déjà rendu, particulièrement en Suisse, des services signalés à l'économie alpestre. C'est encore à ces mêmes préoccupations que nous sommes redevables d'un bon livre de F. Briot (1896) et d'une forte étude de Mathey (1900) sur le pâturage en forêt.

Nous n'hésitons pas à l'affirmer, savoir lire et analyser un paysage botanique, c'est être capable de déterminer les grandes lignes des possibilités agricoles et des possibilités du peuplement par l'homme, en quelque pays et sous quelque climat que ce soit. Un phytogéographe éclairé reconnaît où la forêt a sa place, où les céréales, les prairies, d'autres cultures ont la leur. On peut aller plus loin; le botaniste ne tirera pas seulement parti des formes de la végétation; les plantes spontanées lui fournissent des indications positives sur le choix des espèces à cultiver dans un pays. L'organisation si féconde du *Department of Agriculture* de Washington est réalisée de la manière la plus pratique pour déduire de la connaissance de la végétation spontanée les conclusions immédiates applicables à l'agriculture et l'on sait avec quelle activité, avec quelle initiative les applications économiques y suivent de près les déductions scientifiques. Il faudrait citer ici la majorité de ces mémoires, souvent d'une haute valeur scientifique, que le ministère américain de l'Agriculture répand par millions parmi les paysans de la Confédération. Les agriculteurs européens les liraient avec le plus grand profit; botanistes et géographes y trouvent de nombreux enseignements. L. Trabut, botaniste du gouvernement général de l'Algérie, doit à sa profonde connaissance de la distribution des végétaux en ce pays, d'avoir pu rendre à l'Agriculture de la France transmédierranéenne d'inappréciables services. Il est très désirable que l'Europe suive ces exemples et qu'elle songe à demander à la terre tout ce qu'elle peut donner, non seulement par la connaissance de la chimie du sol, mais encore et surtout par celle de la biologie de la terre.

Il n'est pas jusqu'à l'industrie des pêcheries qui ne soit liée d'une manière étroite à la distribution géographique de végétaux. La nature et la richesse du plankton, que l'on peut doser aujourd'hui, ou peu s'en faut, permet de déterminer et de prévoir les migrations des poissons, leur abondance dans les différentes mers, de déterminer encore les possibilités du peuplement sur les rivages par les ressources que la mer est susceptible d'assurer aux populations riveraines ou qu'elle leur refuse. Les pays du nord de l'Europe l'ont compris et unissent leurs efforts pour rechercher, par l'étude biologique de l'Océan, les moyens d'assurer aux gens de mer le maximum de

ressources durables (Gran 1900, Lemmermann 1902, Ostenfeld 1903, Schütt 1892—93). Leur exemple est suivi ailleurs (Pavillard 1905).

Conclusion.

Il est temps de conclure. Encore une fois, nous ne pouvions songer à tout dire: ceux qui ont pris la peine de nous suivre en sont convaincus maintenant. La Géographie botanique est la synthèse de l'histoire de la vie des plantes et du monde végétal dans leurs rapports avec le milieu. Ainsi comprise, elle a fait d'énormes progrès au cours du 19^e siècle et surtout pendant les 30 dernières années; nous ne pouvions songer qu'à en donner une idée par quelques exemples.

Nous espérons avoir montré que la géographie botanique doit s'appuyer avant tout sur l'observation directe et comparative de la nature. Elle a grandement profité des travaux accomplis dans les laboratoires; mais elle a le devoir de les contrôler. Les phytogéographes ne craignent pas de le faire au prix de longs voyages. «L'observation précise et minutieuse de ce qui est doit toujours précéder et accompagner l'expérimentation: la meilleure méthode consiste à observer les faits là où, dans la nature, ils se présentent dans des conditions de simplicité telles qu'elles peuvent égaler les conditions qu'on voudrait réaliser dans un laboratoire» (J. Brunhes).

L'observation commence pour le phytogéographe par l'analyse précise des détails, par la connaissance et l'appréciation des espèces, y compris les *Thallophytes*, de leur distribution, de leurs rapports avec le milieu analysé lui-même dans ses divers constituants. En matière de géographie botanique, la connaissance des espèces est le commencement de la sagesse, la condition essentielle.

L'observation doit être poursuivie à travers toutes les saisons: les mois pendant lesquels la végétation semble morte en certains pays, les mois de vie ralentie sont aussi favorables à l'étude des rapports des végétaux avec le climat que les saisons où la vie est le plus active. On apprend beaucoup sur la vie des forêts de montagne pendant le temps des grandes neiges, beaucoup sur la vie des déserts pendant les mois de canicule où tout y semble mort.

La connaissance de la géologie, tout au moins de la géologie de surface est aussi nécessaire au phytogéographe que celle de la climatologie. L'une et l'autre lui permettent de rapporter les effets à leurs causes, et d'autant plus que ces sciences lui sont plus familières.

La géologie ouvre d'ailleurs au phytogéographe la voie aux études paléobotaniques par lesquelles il apprécie les survivances plus ou moins anciennes, les faits d'endémisme et la genèse des formes suc-

cessives. La préhistoire et l'histoire des peuples primitifs lui fournit de précieuses données sur l'origine des espèces cultivées, sur l'état antérieur de la végétation, sur la possibilité de le reconstituer.

La cartographie rendra de plus en plus de services à la phytogéographie, à la condition de n'exprimer que des faits. Ses avantages sont dans la précision qu'elle commande; elle ne saurait prétendre à exprimer des notions philosophiques ou des hypothèses, comme l'origine des éléments floristiques, les migrations etc. Elle doit se garder aussi d'accumuler des données trop multiples. Les procédés sont assez perfectionnés aujourd'hui pour qu'on se montre exigeant sur ce point. On peut d'ailleurs, à une carte servant de base, superposer des décalques sur lesquels on ne portera qu'une série de faits; on peut ainsi, sans aucune difficulté, superposer à une carte géologique, par exemple une carte où seront réunis les faits de phytogéographie normale, s'il est permis de s'exprimer ainsi, puis une autre où seront consignés les faits de géographie humaine. Un travail ainsi exécuté pourra être parfaitement clair et permettra de réunir un grand nombre d'éléments divers. Il va sans dire que la carte comporte nécessairement d'autant moins de détails que l'échelle est plus grande.

Nous avons dit quels services particuliers les procédés photographiques, et en particulier la phototypie, rendent à la géographie botanique. Il convient d'insister pour que les phytogéographes adoptent les procédés iconographiques les plus parfaits, de manière à permettre la lecture détaillée des paysages et qu'ils ne se contentent pas de reproductions ne supportant pas l'analyse comme on en voit trop, surtout dans l'œuvre des phytogéographes américains.

Le but le plus élevé auquel nous puissions, auquel nous devons prétendre consiste à reconnaître dans le monde végétal la place de chaque chose, l'ordre de la nature, afin d'enseigner aux intéressés à mettre chaque chose à sa place. En ce faisant, le phytogéographe contribuera pour sa part à augmenter le rendement de la terre en produits économiques végétaux et animaux; il contribuera à accroître le rendement humain. Cela seul justifierait tous nos efforts, si nous avions à les justifier.

Bibliographie.

NB. — Nous ne pouvions penser à citer ici tous les travaux qui intéressent les progrès de la phytogéographie dans la période que nous avons considérée. Nous avons dû nous contenter de signaler les plus importants, parmi ceux qui ont le plus contribué à renouveler et à perfectionner la science. Nous les donnons, du reste, à titre d'indications, sans avoir songé à ajouter tous les détails bibliographiques qui pourraient être utiles. La plupart des travaux cités sont assez connus de la plupart des botanistes.

- Adamovic, L.* — 1898, Die Vegetationsformationen Ostserbiens. — 1905, Die Entwicklung der Balkanflora seit der Tertiärzeit. — 1906, Beitrag zur Kenntnis der pflanzengeographischen Stellung der Balkanhalbinsel.
- Andersson, Gunnar* — 1896, Svenska Växtvärldens historia. — 1899, Studien über die Torfmoore und die fossile Quartärflora Finlands. — 1903, Några drag ur de svenska skogarnes historia. — 1903, Klimatet i Sverige efter istiden. — 1906, Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora.
- Areschoug, F. W. C.* — 1882, Der Einfluß des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen. — 1888, Betrachtungen über die Organisation und die biologischen Verhältnisse der nordischen Bäume. — 1896, Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. — 1905, Undersökningar öfver de tropiska växternas bladbyggnad.
- Armari, B.* — 1903, Contribuzione allo studio dell'influenza del clima et della stazione sopra la struttura delle piante della regione mediterranea.
- Ball, John.* — 1896, The distribution of plants on the south side of the Alps.
- Baumgartner, G.* — 1901, Das Cufirstengebiet in seinen pflanzengeographischen und wirtschaftlichen Verhältnissen.
- Beck von Mannagetta* — 1888, Flora von Nieder-Österreich, 3 vol. — 1901, Die Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder.
- Blanc, L.* — 1902, Projets de cartographie botanique. — 1905, La végétation aux environs de Montpellier.
- , et *M. Hardy* — 1905, La cartographie botanique détaillée.
- Boissier, E.* — 1839—1845, Voyage botanique dans le midi de l'Espagne.
- Bonnier, G.* — 1894, Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées. — 1902, Cultures expérimentales dans la région méditerranéenne.
- , et *Flahault* — 1879, Observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques du milieu.
- Börjesen, F., et Paulsen, O.* — 1898, Om Vegetationen paa de dansk-Vestindiske Øer.
- Bretzl, Hugo* — 1903, Botanische Forschungen des Alexanderzuges.
- Briot, F.* — 1896, Études sur l'économie alpestre.
- Briquet, John* — 1890, Recherches sur la flore du district savoisien et du district franco-suisse. — 1894, Le Mont Vuache. — 1895, Notes sur la flore du massif de Platé. — 1899, Comptes rendus de l'excursion botan. faite les 8—10 août 1899 par la Société murithienne au vallon de Novel. — 1900, Les colonies végétales xérothermiques des Alpes lémaniques. — 1906, Le développement des flores dans les Alpes occidentales avec aperçu sur les Alpes en général.

- Britton, N.*, et *Brown, A.* — 1896—98, An illustrated Flora of the northern United States, Canada and british possessions, 3 vol.
- Bühler.* — 1898, Studien über die Baumgrenze im Hochgebirge.
- Cajander, A. K.* — 1903, Beiträge zur Kenntniss der Vegetation der Alluvionen des nördlichen Eurasiens. I. Die Alluvionen des unteren Lena-Thals. — 1904, Studien über die Vegetation des Urwaldes am Lena-Fluß.
- de Candolle, A.* — 1855, Géographie botanique raisonnée. — 1874, Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la Géographie botanique ancienne et moderne. — 1878, Sur l'existence de races physiologiques dans les espèces végétales à l'état spontané. — 1898, Ce qui se passe sur la limite géographique d'une espèce végétale et en quoi consiste cette limite. — 1880, La Phytogéographie ou l'art de décrire les végétaux.
- Chandler Cowles, H.* — 1899, The ecological relations of the vegetation of the sand of Lake Michigan. — 1901, The physiographic ecology of Chicago and vicinity.
- Christ, H.* — 1882, Das Pflanzenleben der Schweiz; trad. franç. — 1883, La Flore de Suisse et ses origines.
- Chodat, R.*, et *Pampanini* — 1902, Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales.
- Cleve, P. T.* — 1896, Plankton Undersökningar. — 1902, Additional notes on the seasonal distribution of Atlantic Plankton organisms.
- Cockayne, L.* — 1899, A Sketch of the Plant-Geography of the Waimakariri River basin. — 1901, A short Account of the Plant-Covering of Chatham-Island. — 1903, A botanical Excursion during Midwinter to the southern Islands of New Zealand. — 1905, Notes on the Vegetation of the Open bay islands.
- Cockerell, T. D. A.* — 1898, The diverse floras of the Rocky mountain region.
- Coville, Fr. Vernon* — 1903, Desert botanical laboratory of the Carnegie Institution.
- Demontzey* — 1882, Traité pratique du reboisement et du gazonnement des montagnes, 2^e édition. — 1894, L'extinction des torrents en France par le reboisement.
- Diels, L.* — 1896, Vegetationsbiologie von Neu-Seeland. — 1905, Ueber die Vegetationsverhältnisse Neu-Seelands. — 1905, Beiträge zur Flora des Tsin ling Shan. — 1906, Die Pflanzenwelt von West-Australien südlich des Wendekreises.
- Drude, O.* — 1884, Die Florenreiche der Erde. — 1885, Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. — 1887, Atlas der Pflanzenverbreitung (Berghaus physic. Atlas, Abt. V). — 1890, Handbuch der Pflanzengeographie. — 1896, Deutschlands Pflanzengeographie, I. — 1902, Der Hercynische Florenbezirk.
- Düggeli, Max* — 1903, Pflanzengeographische und wirtschaftliche Monographie des Sihltales bei Einsiedeln.
- Ebblin, B.* — 1901, Die Vegetationsgrenzen der Alpenrosen als . . . Anhalte zur Festsetzung . . . Waldgrenzen in den Alpen.
- Engler, A.* — 1878—1880, Versuch einer Entwicklungsgeschichte der extratropischen Florengebiete. — 1892, Über die Hochgebirgsflora des tropischen Afrika. — 1894, Über die Gliederung der Vegetation von Usambara und der angrenzenden Gebiete. — 1895, Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. — 1899, Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren und weitere Aufgaben derselben. — 1901, Die Pflanzenformationen und die pflanzengeographische Gliederung der Alpenkette. — 1902, Ueber die Vegetationsverhältnisse des im Norden des Nyassa-

- Sees gelegenen Gebirgslandes. — 1902, Vegetationsansichten aus Ostafrika nach 64 photographischen Aufnahmen von W. Goetze. — 1903, Ueber die Vegetationsformationen Ost-Afrikas. — 1903, Ueber die Frühlingsflora des Tafelberges bei Kapstadt.
- Fliche, P.* — 1888. Un reboisement. — 1876, Recherches chimiques sur la composition des feuilles. — 1879, Recherches chimiques sur les Papilionacées ligneuses. — 1889, Recherches chimiques et physiologiques sur la famille des Ericinées.
- , et *Grandeau* — 1874. De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du Châtaignier. — Recherches chimiques et physiologiques sur la bruyère commune.
- Forel, F. A.* — 1901, Handbuch der Seenkunde.
- Fries, Robert E.* — 1904, Zur Kenntniss der alpinen Flora im nördlichen Argentinien.
- Früh, J., und Schröter, C.* — 1905, Die Moore der Schweiz mit Berücksichtigung der gesamten Moorfrage.
- Geiger, Ernst* — 1901, Das Bergell. Forstbotanische Monographie.
- Gerhardt, P.* — 1900, Handbuch des deutschen Dünenbaues.
- Giltay, E.* — 1896, Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. — 1898, Die Transpiration in den Tropen und in Mittel-Europa.
- Goebel, K.* — 1891. Die Vegetation der vезelonanischen Paramos. — 1892–93, Pflanzenbiologische Schilderungen.
- Gola, G.* — 1905, Studi sui rapporti tra la distribuzione delle piante e la costituzione fisico-chimica del suolo.
- Gradmann, R.* — 1900, Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb, 2. Aufl., 2 vol.
- Graebner, P.* — 1901, Die Heide Norddeutschlands und die sich anschließenden Formationen in biologischer Betrachtung.
- Gran, H. H.* — 1900, Hydrographic-biological Studies of the northatlantic Ocean and the coast of Nordland.
- Grisebach* — 1872, Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung: — 2. Auflage, 1884.
- Haberlandt, G.* — 1892–94. Anatomische-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. — 1896, Zur Kenntniss der Hydathoden. — 1897, Ueber die Größe der Transpiration im feuchten Tropenklima.
- Hann, J.* — 1897, Handbuch der Klimatologie.
- Hansen, A.* — 1901, Die Vegetation der ostfriesischen Inseln. — 1901–02, Der Wind als pflanzengeographischer Faktor. — 1904, Experimentelle Untersuchungen über die Beschädigung der Blätter durch Wind.
- Hartz, N.* — 1902, Bidrag til Danmarks senglaciale Flora.
- Hardy, Marcel* — 1903, La végétation du Languedoc entre l'Hérault et le Vidourle. — 1905, Esquisse de la géographie et de la végétation des Highlands d'Ecosse.
- Harshberger, J. W.* — 1900, An ecological study of the New-Jersey strandflora. — The plant formations of the Adirondack mountains.
- Hayek, Aug. von* — 1905, Monographische Studien über die Gattung Saxifraga.
- Hegi, G.* — 1901, Das obere Töstal und die angrenzenden Gebiete floristisch und pflanzengeographisch dargestellt.
- Hesselman* — 1897, Några jakttagelser öfver växternas spridning. — 1904, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen: eine physiologische-biologische und pflanzengeographische Studie.
- Hildebrand* — 1882, Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung.

- Huber, J.** — 1900—1906, *Arboretum Amazonicum*.
- Humboldt, A. L. von** — 1806, *Ideen zu einer Physiognomie der Gewächse*. — 1807, *Essai sur la géographie des plantes, accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. — 1817, *De distributione plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium*.
- Jerosch, Marie Ch.** — 1903, *Geschichte und Herkunft der schweizerischen Alpenflora*.
- Imhof, Ed.** — 1900, *Die Waldgrenze in der Schweiz*.
- Jaccard, P.** — 1891, *Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura*. — 1900, *L'immigration postglaciaire et la distribution actuelle de la flore alpine dans quelques régions des Alpes*. — 1900, *Contribution à l'étude du problème de l'immigration post-glaciaire*. — 1904, *Symbiose et parasitisme*.
- Karsten, G., und Schenck, H.** — 1903—1906, *Vegetationsbilder*.
- Kearney, Th. H.** — 1901, *Report on the botanical Survey of the Dismal Swamp region*.
- Kerner von Marilaun** — 1896—98, *Pflanzenleben*, 2. Aufl.
- Köppen, W.** — 1901, *Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt*.
- Kusnezow** — 1897, *Die russischen Steppen*. — 1900, *Die Vegetation und die Gewächse des europäischen Rußlands*.
- Lemmermann, E.** — 1902, *Das Phytoplankton des Meeres*.
- Lohmann, H.** — 1903, *Neue Untersuchungen über den Reichthum des Meeres an Plankton*.
- MacDougal, D. T.** — 1904, *Delta and desert vegetation*.
- Magnin, A.** — 1904, *Considérations générales sur la flore des lacs du Jura et sur la végétation lacustre*.
- Marloth, R.** — 1901, *Notes on the occurrence of alpine types in the vegetation of the higher peaks of the southern region of the Cape*.
- Mathey, A.** — 1900, *Le pâturage en forêt*.
- Mentz, A.** — 1906, *Studier over danske Hedeplanter* Ökologi. I. *Genista*-typen.
- Mez, Carl** — 1905, *Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen*. — 1905, *Physiologische Bromeliaceen-Studien. Die Wasserökonomie der extrem-atmosphärischen Tillandsien*.
- Müller, P. E.** — 1887, *Studien über die natürlichen Humusformen und deren Einwirkung auf Vegetation und Boden*.
- Naegeli und Thellung** — 1905, *Die Flora des Kantons Zürich, Teil I (Die Ruderal- und Adventivflora des Kantons Zürich)*.
- Neuweiler, E.** — 1905, *Die prähistorischen Pflanzenreste Mitteleuropas*.
- Oettli, Max** — 1905, *Beiträge zur Oekologie der Felsflora*.
- Ostenfeld, C. H.** — 1903, *Phytoplankton from the sea around the Faeröes*.
- Pampanini, R.** — 1903, *Essai sur la géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sud-orientales*.
- Pavillard, J.** — 1905, *Recherches sur la flore pélagique (phytoplankton) de l'étang de Thau*.
- Pax, F.** — 1898, *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen*.
- Penck, A., Brückner et du Pasquier, L.** — 1894, *Le système glaciaire des Alpes; Livret-guide*.
- Penzig, O.** — 1902, *Die Fortschritte der Flora des Krakatau*.
- Pound, R., et Clements, Fr.** — 1897, *The Phytogeography of Nebraska*. — 1898, *The vegetation regions of the prairie province*.
- Radde, G.** — 1899, *Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Kaukasusländern*.
- Raunkiaer, C.** — 1905, *Types biologiques pour la Géographie botanique*.

- Reiche, K.* — 1901, Die botanischen Ergebnisse meiner Reise in die Cordilleren.
- Rikli, M.* — 1901—1903, Die Antropochoren und der Formenkreis des Nasturtium palustre.
- Rimbach, A.* — 1897, Ueber die Lebensweise der geophilen Pflanzen.
- Sauvageau, C.* — 1891, Sur les feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques.
- Schenck, H.* — 1886, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. — 1886, Biologie der Wassergewächse. — 1889, Ueber das Aerenchym. — 1905, Vergleichende Darstellung der Pflanzengeographie der subantarktischen Inseln usw.
- Schimper, F. W.* — 1888, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. — 1891, Die Indo-malayische Strandflora. — 1898, Die Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. — 1905, Ueber Flora und Vegetation von St. Paul und Neu-Amsterdam.
- Schröter, C.* — 1883, Die Flora der Eiszeit. — 1889, Le climat des Alpes et son influence sur la végétation alpine. — 1897, Die Schwebelflora unserer Seen. Das Phyto-plankton. — 1904, Das Pflanzenleben der Alpen.
- , et *Kirchner, O.* — 1896—1902, Die Vegetation des Bodensees, 2 vol.
- Schube, T.* — 1885, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie blattarmer Pflanzen.
- Schübeler* — 1875, Die Pflanzenwelt Norwegens.
- Schütt, Fr.* — 1892, Analytische Plankton-Studien. — 1893, Das Pflanzenleben der Hochsee. — 1893, Wechselbeziehungen zwischen Morphologie, Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Diatomeen.
- Sernander, Rutger* — 1894, Studier öfver den Gotländska vegetations utvecklingshistoria.
- Stahl, E.* — 1888, Pflanzen und Schnecken. — 1900, Der Sinn der Mykorrhizenbildung; eine vergleichende biologische Studie.
- Stebler* und *Schröter, C.* — 1887—92, Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. — 1895—1902, Die besten Futterpflanzen, 2. und 3. Auflage; — trad. franç. Les plantes fourragères alpestres.
- Surell, A.* — 1870—72, Étude sur les torrents des Hautes-Alpes, 2^e édit., par E. Cézanne; 2 vol.
- Thurmann* — 1849, Essai de Phytostatique appliquée à la chaîne du Jura.
- Tschirch* — 1881, Einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort.
- Trabut, L.* — 1892, Indications que fournissent les plantes sauvages pour le choix des plantes à cultiver dans une région.
- Vesque, J.* — 1892, Epharmosis sive materiae ad instruendam anatomiam systematicis naturalis.
- Vogler, P.* — 1901, Beobachtungen über die Bodenstetigkeit der Arten im Gebiet des Albulapasses. — 1901, Über die Verbreitungsmittel schweizerischer Alpenpflanzen.
- Volkens* — 1884, Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. — 1887, Studien über die anatomisch-physiologischen Verhältnisse bei den Wüstenpflanzen.
- Warming, E.* — 1881—98, Über Familien Podostemaceae. — 1892, Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi. — 1895, Plantesamfund, Grundtraek af den ökologiske plantegeografi; trad. allemande, 1896. — 1903, The history of the Flora of the Faeröes. — 1904, Den danske planteverdens historie efter Istiden. — 1904, Bidrag til Vadernes, Sandenes og Marskens naturhistorie.
- Weinzierl, Th.* — 1889, Beobachtungen und Studien über den Futterbau, die Alpenwirtschaft und die Flora der Schweiz.

- Wettstein, R. von* — 1898, Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. — 1904, Vegetationsbilder aus Südbrasilien.
- Wheeler, W. A.* — 1900, A contribution to the knowledge of the flora of south-eastern Minnesota.
- Wiesner, J.* — 1893, Ombrophile und ombrophobe Pflanzenorgane. — 1896, Untersuchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen. — 1898, Beiträge zur Kenntniß des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete.
- Westermaier, M.* — 1900, Zur Kenntnis der Pneumatophoren.
- Wieler, A.* — 1899, Die Funktion der Pneumathoden und des Aërenchyms.
- Wilczek, E.* — 1889, Influence du climat sur la végétation des Alpes.
- Willdenow* — 1792, Kräuterkunde; — 2. Auflage, 1798.
- Wille, N.* — 1905, Ueber die Einwanderung des arktischen Florenelementes nach Norwegen.
- Willkomm, M.* — 1896, Grundzüge der Pflanzenverbreitung auf der iberischen Halbinsel.
- Wimmer* — 1844, Flora von Schlesien; Geographische Uebersicht.
- Woeikoff, A.* — 1887, Die Klimate der Erde, 2 vol.
- Wollny, E.* — 1902, La décomposition des matières organiques et les formes d'humus.
- Zacharias, O.* — 1893, Forschungsberichte aus der biologischen Station zu Plön.

Ch. Flahault.

Druck von Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

geschrieben werden. Um eher zu ermöglichen, daß sich die ferneren Vertreter der einzelnen Fachrichtungen zu der mühevollen und zeitraubenden Arbeit der Abfassung derartiger Übersichten bereit finden, hat der Vorstand der **Association internationale des Botanistes** die Herausgabe des Unternehmens in die Hand genommen, und die freundliche Aufnahme, welche der Gedanke bei denjenigen Männern gefunden hat, die zunächst um ihre Hilfe bei der Herausgabe des I. Bandes des Unternehmens gebeten worden waren, berechtigt zu der Hoffnung, daß die neue Zeitschrift, welche bestimmt ist, eine sehr wünschenswerte Ergänzung des „Botanischen Centralblattes“ darzustellen, viele Freunde finden und sich in den Kreisen der wissenschaftlich arbeitenden Botaniker als ein unentbehrliches Hilfsmittel bewähren wird. Die zu veröffentlichenden Beiträge sollen in deutscher, englischer oder französischer Sprache gedruckt werden.

Die „Progressus“ erscheinen in zwanglosen Heften, die in einem Zwischenraum von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die Progressus zu dem Vorzugspreis von 13 M. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 M. für den Band beträgt, Erledigung finden.

Die folgenden Hefte des I. Bandes werden Beiträge der Herren
Professor G. Vuillemin, Nancy, Über Pilze,
Professor F. Czapek, Czernowitz, Über Ernährungsphysiologie,
Professor F. Noll, Bonn, Über Reizphysiologie,
Professor W. Bateson, Über Hybriden seit Mendels Untersuchungen,
Professor L. Laurent, Über Fossilien des Tertiärs

bringen. Der I. Band wird im Laufe des Winters 1906/07 seinen Abschluß finden.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**,
o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in
Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung Nr. 102, 1904:

„Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch.“

Biologisches Centralblatt vom 1. März 1905, Bd. XXV, Nr. 5:

„Das vorliegende Werk vom „*Stoffempfindlichen Bedürfnis*“ ist selten so wohl angebracht, wie in Hinsicht auf vorliegendes Buch . . .“

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von **Dr. J. P. Lotsy**. Erster Teil. Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar, und deshalb ist Lotsy's Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung, 1906:

... Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten der Anpassung der Variation und Vererbung interessieren.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von **Dr. Ludwig Jost**, a. o. Prof. an der Universität Straßburg. Mit 172 Abbildungen. Preis: brosch. 13 Mark, geb. 15 Mark.

Flora, 1904, Bd. 93, H. 2:

... Die Darstellung ist klar, kritisch und reichhaltig und oft durch historische Rückblicke belebt. Die Jost'schen Vorlesungen werden deshalb als eine treffliche Einführung in das Studium der Pflanzenphysiologie begrüßt werden. Auch für Berufsbotaniker ist das Buch wertvoll durch die eingehende Berücksichtigung und Diskussionen, welche die neuere pflanzenphysiologische Literatur in ihm gefunden hat. Solche orientierende Darstellungen sind ja um so notwendiger, je mehr die Entwicklung der Botanik es unmöglich macht, in allen ihren Gebieten die Literatur zu verfolgen, besonders aber in der Physiologie, welche die Grundlage für alle anderen Teile der Botanik darstellt.

Biologische und morphologische Untersuchungen über

Wasser- und Sumpfgewächse. Von Prof. Dr. **Hugo Glück** in Heidelberg. Erster Teil: **Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen.** Mit 25 Textfiguren und 7 lithograph. Doppeltafeln. Preis: 20 Mark. — Zweiter Teil: **Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten; über die Turionenbildung Utricularia-Arten; über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über Ceratophyllum.** Mit 28 Textfiguren und 6 lithographierten Doppeltafeln. Preis: 18 Mark.

Résultats Scientifiques du Congrès International de Botanique Vienne 1905. Wissenschaftliche Ergebnisse des Internationalen botanischen Kongresses

Wien 1905. Herausgegeben im Namen des Organisationskomitees für den Kongreß von R. v. Wettstein und J. Wiesner als Präsidenten und A. Zahlbruckner als Generalsekretär. Redigiert von **J. P. Lotsy**, Generalsekretär der A.-S. Int. des Bot. Mit 3 lithographischen Tafeln, 1 Karte und 58 Abbildungen im Text. Preis: 20 Mark.

Règles internationales de la Nomenclature botanique.

Adoptées par le Congrès international de Botanique de Vienne 1905 et publiées au nom de la commission de rédaction du congrès par **John Briquet**, Rapporteur général. **International Rules of Botanical nomenclature.** Adopted by the international botanical congress of Vienna 1905. — **Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur.** Angenommen vom internationalen botanischen Kongreß zu Wien 1905. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Verhandlungen des Internationalen botanischen Kongresses in Wien 1905. Actes du Congrès International de Botanique tenu à Vienne (Autriche) 1905.

Herausgegeben im Namen des Organisations-Komitees für den Kongreß von **R. v. Wettstein** und **J. Wiesner** als Präsidenten und **A. Zahlbruckner** als Generalsekretär. Redigiert von **J. Briquet** (Genf), **A. Ginzberger** (Wien), **V. Schiffner** (Wien), **Th. v. Weinzierl** (Wien), **R. v. Wettstein** (Wien) und **A. Zahlbruckner** (Wien). Preis: 12 Mark 50 Pf.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ERSTER BAND. ZWEITES HEFT

MIT 24 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1907

Inhaltsübersicht.

	Seite
LAURENT, L., Docteur ès Sciences, Marseille. Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade	319
BATESON, W., M. A., F. R. S., The progress of Genetics since the rediscovery of Mendel's papers	368
CZAPEK, FRIEDRICH, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896	419

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK

PROGRÈS DE LA BOTANIQUE

☐ PROGRESS OF BOTANY ☐

herausgegeben von der

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

redigiert von

DR. J. P. LOTSY

in Leiden.

Der große von Jahr zu Jahr wachsende Umfang der botanischen Literatur macht nicht nur die schnelle Veröffentlichung von Referaten über die einzelnen Arbeiten nötig, sondern auch das Erscheinen zusammenfassender Übersichten über größere Gebiete der Wissenschaft in hohem Grade erwünscht.

Während es eine Reihe von Zeitschriften gibt, in welchen über größere oder kleinere Gebiete der Botanik regelmäßig referiert wird, fehlte es bisher an einem Organ, in welchem planmäßig über die Fortschritte der gesamten Botanik berichtet wird, und doch ist es nur dann möglich, sich die Übersicht über die einzelnen Gebiete der Wissenschaft zu erhalten, wenn von Zeit zu Zeit in zusammenfassenden Abhandlungen ihre Entwicklung dargestellt wird.

Der Aufgabe, eine Ergänzung der bestehenden wertvollen Zeitschriftenliteratur auf botanischem Gebiete zu bilden, sollen die „Progressus“ dienen. Die erste Bedingung zum Gelingen eines solchen Unternehmens ist die Zuverlässigkeit der veröffentlichten Übersichten. Für eine solche Zuverlässigkeit kann nur dann Gewähr geboten werden, wenn die Übersichten von hervorragenden Spezialforschern auf den darzustellenden Gebieten ge-

(Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.)

Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade

par

L. Laurent, Docteur ès Sciences,

Chef adjoint des travaux scientifiques (paléontologie végétale) au Museum de Marseille,
Professeur de Géologie à l'Institut Colonial.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Avant-Propos.

Le rôle de la paléontologie, n'est pas d'avancer des opinions que l'on ne peut démontrer, ni d'appuyer sur des observations sans valeur des jugements non fondés; mais de rechercher, l'évolution des groupes végétaux et des flores, en se basant sur des observations soumises à la critique.

Schenk in Zittel.

Deux des maîtres les plus éminents de la paléontologie végétale, MMrs. Zeiller et Scott se sont chargés, ici même, d'exposer les progrès effectués dans cette Science en ce qui concerne, le *règne des Gymnospermes*, et les *végétaux paléozoïques*, nul ne pourra mieux qu'eux accomplir cette tâche, et c'est pour nous un insigne honneur que d'avoir été chargé d'exposer les progrès de la paléobotanique des temps crétacés et tertiaires.¹⁾ Pendant la décade que nous envisageons et qui date de la publication du magistral traité de Schenk (1891) nous avons consacré tout notre labeur à l'étude de cette branche de la Science et si nos vénérés maîtres Saprota et Marion après avoir

¹⁾ Afin d'éviter tout mal entendu, nous avertissons le lecteur que, dans notre travail, quand nous nous servons des termes généraux de: *Paléontologie végétale*, *Paléobotanique*, nous avons généralement en vue la partie de cette Science qui se rapporte au règne des Angiospermes et embrasse les temps crétacés et tertiaires; d'autre part, les végétaux gymnospermes et cryptogames présentent pendant le Crétacé des types alliés de très près à ceux du Jurassique, Mr. Zeiller a bien voulu décrire les faits s'y rapportent.

guidé nos premiers débuts ont été enlevés par la mort, nous ne saurions oublier que leur enseignement a été travaillé par nous avec d'autant plus d'ardeur que nous recevions de Mr. Zeiller avec une bienveillance inlassable des encouragements, des conseils et des documents qui ne nous ont jamais fait défaut. C'est à ces divers titres que je le prie de vouloir accepter ici publiquement l'hommage de ma très profonde gratitude.

La paléontologie végétale, si on envisage cette étude dans son ensemble, c'est à dire embrassant, la totalité des temps géologiques, date à peine de deux siècles, et encore ne peut-on pas dire que durant le XVII^{me} les progrès aient été tels, qu'on puisse la considérer comme faisant partie du domaine vraiment scientifique. Les auteurs anciens ont plutôt décrit, en les interprétant d'une manière toute fantaisiste des empreintes, qui la plupart du temps n'avaient que bien peu de rapports avec la science botanique.

Scheuchzer et Bernard de Jussieu ont droit à une mention spéciale, mais jusqu'à Brongniart qui au début du XIX^{me} siècle jeta les bases de cette science, „un petit nombre d'auteurs, pour nous servir des paroles même du maître, s'efforça d'établir parmi ces êtres une classification rigoureuse et de fixer les analogies qui les unissent aux êtres vivants.“

La botanique crétacée et tertiaire de date plus récente encore compte à peine trois quarts de siècle d'existence et encore fut elle dans les débuts, fluctuante, soumise aux caprices des interprétations les plus diverses; la méthode rationnelle ne vint que beaucoup plus tard. Même parmi les premiers maîtres qui ont accumulés des matériaux nombreux et laissé à la postérité des ouvrages impérissables, bien des interprétations ont été admises sans contrôle bien précis, et beaucoup de déterminations effectuées à priori sur des bases chancelantes; quoiqu'il en soit il faut toujours retourner à leurs travaux quand on parle de botanique fossile et malgré toute la perfection qu'on pourra y apporter par la suite, les ouvrages de Massalongo, d'Unger, d'Ettingshausen, d'Heer, de Saporta, de Lesquereux, de Newberry etc. etc. demeureront comme les premières bases d'une Science pleine encore d'incertitudes, mais pleine aussi de promesses pour l'avenir, fertile en découvertes intéressantes et appelée à jeter une vive lumière sur les mystères de la nature du passé.

La moitié du siècle dernier, tout en amoncelant des matériaux en nombre considérable (nous ne citerons comme preuve que ceux d'Heer et de Saporta), fut aussi la période des grandes idées et des vastes théories, quelques unes et des plus fondamentales sont demeurées debout, plusieurs ont été sapées à la base par des faits nouveaux plus nombreux ou mieux observés, beaucoup demeurent

chancelantes, donnant prise à la critique, car elles ne reposent que sur des faits susceptibles d'une interprétation différente. A la période des débuts a succédé une période de scepticisme et de nos jours reprend parmi les auteurs un nouveau courant de recherches fructueuses.

Schenk dans sa *Paléophytologie* parue en 1891, et que nous prendrons comme point de départ, Mr. Zeiller dans ses *Eléments de paléobotanique* de 1900 émettaient à juste titre des doutes sur le bien fondé de certaines déterminations; Schenk notamment pour avoir désiré une précision peut-être un peu exagérée, fut amené à douter de la légitimité des déterminations basées sur les organes foliaires. Les auteurs étaient allés trop loin dans le système de l'affirmative à outrance, celui de la négation dont use peut-être un peu trop largement l'auteur allemand, peut aussi avoir ses inconvénients.

Il est nécessaire de jeter de temps en temps un coup d'œil sur les faits épars et d'en déduire les conséquences philosophiques qui se dégagent de l'examen des flores dispersées aux quatre coins du globe, depuis l'époque de l'apparition des végétaux phanérogames jusqu'à celle qu'il nous est aujourd'hui donné de contempler.

Nous ne nous proposons pas de donner un résumé de la science paléontologique à notre époque, Mr. Zeiller dans le livre que nous avons cité l'a fait avec une compétence que lui donne son immense érudition et la clarté dont ses travaux sont toujours marqués au coin. Un examen bibliographique n'est pas non plus notre but, puisque le même auteur l'a fait dans la Revue de Botanique avec un luxe de détails que nous ne saurions atteindre.

Nous nous proposons de recueillir dans les différents mémoires, ouvrages ou notes les découvertes saillantes et les faits d'ordre nouveau capables d'éclairer la philosophie de la paléobotanique. Nous analyserons les méthodes dont les auteurs se sont servis dans l'interprétation des documents de ces divers mémoires et nous essaierons d'en dégager les idées maîtresses qui semblent rationnellement acquises actuellement à cette science.

Ce sont les déductions les plus solides qui se dégagent des faits accumulés dans cette dernière décade que nous nous proposons de mettre en lumière, afin de combattre au moyen de faits précis, le scepticisme que certains croient devoir professer, faute de la connaître, vis à vis cette branche de la science que notre unique but est de faire aimer.

Il nous suffira de quatre mots pour résumer tout le plan que nous suivrons dans le cours de cet exposé, se sont: *Les Recherches — Les Méthodes — Les Faits — Les Résultats.*

I. Les Recherches.

La science pas plus peut-être que la nature, dans ses manifestations variées, n'avance d'une manière lente ni surtout régulière; tantôt c'est une branche qui soudain se développe grâce à un éclair de génie, tantôt ce sont des théoriciens qui échafaudent de hardies hypothèses, destinées plus tard à prendre corps, tantôt au contraire ce sont d'infatigables chercheurs qui accumulent une masse de faits d'où jailliront plus tard, grâce aux déductions qu'on en pourra tirer, la découverte de quelque mystère jusqu'alors impénétrable. La paléontologie végétale n'a point échappé à cette loi, et si elle a été toujours plus ou moins laissée de côté par bon nombre de botanistes s'occupant exclusivement des végétaux actuels, elle a été cultivée par un nombre assez restreint en égard aux autres branches des Sciences.

Comme nous l'avons exposé déjà, les limites dont nous disposons nous obligent à nous borner à examiner seulement quelques-uns des côtés de la question et à n'envisager qu'un nombre très restreint d'années. Bien que faisant de nombreux emprunts au traité de paléontologie de Schenk nous prendrons ce mémoire, auquel il faut toujours recourir quand on s'occupe de paléobotanique, comme point de départ de notre travail.

Si parfois nous sommes amenés à discuter certaines opinions émises ou soutenues par cet auteur, nous considérons *dans leur ensemble* les faits relatés dans son ouvrage comme acquis à la Science.

Les auteurs récents tout en explorant les gisements déjà connus, mais non encore complètement décrits, ont poussé de préférence leurs investigations et leurs recherches du côté des nouvelles parties du globe encore peu explorées, ou même complètement inconnues dans le courant du siècle passé. Plusieurs de ces documents sont venus jeter une vive lumière sur des théories déjà entrevues par les fondateurs de cette Science, d'autres au contraire tendent à prouver que certaines opinions admises touchant l'évolution des formes n'étaient étayées que sur des faits mal observés ou susceptibles d'une tout autre interprétation.

On se rendra compte du nombre considérable de travaux qui intéressent la paléobotanique récente en consultant les revues de paléontologie végétale que l'on doit à Mr. Zeiller.

Alors que les travaux d'ensemble, l'étude d'une flore ou d'une région entière, comme les mémoires immortels de la *Flore arctique* et de la *Flore Suisse* d'Heer, les *Etudes* de Saporta, les flores diverses de Boulay, d'Ettingshausen, d'Unger, de Lesquereux etc. etc., étaient surtout en honneur jadis, les notes ou les petits mémoires relatant les faits au fur et à mesure de leur découverte semblent

prévaloir à l'heure actuelle. Annoncer rapidement une trouvaille nouvelle, semble être le fait dominant de nos jours, et si à un certain point de vue ce système est excellent en permettant de mettre le monde scientifique immédiatement au courant des nouvelles découvertes, il ne laisse pas que de présenter quelques inconvénients sérieux, dont le principal est de nuire aux idées générales, qui se dégagent d'études plus longuement et plus sûrement muries.

Nous nous bornerons donc à indiquer parmi les documents du plus haut intérêt pour beaucoup, les principales recherches nouvelles qui ont été tentées dans les dernières années et les points du globe encore mal connus qui ont été explorés.

Les nouvelles recherches ont aussi ouvert un champ nouveau, c'est celui qui concerne les voies et moyens les plus favorables à la détermination exacte des restes fossiles et ce dernier point fera l'objet d'un chapitre spécial, celui des méthodes.

Parmi les pays qui ont été explorés dans ces derniers temps, au point de vue qui nous occupe, il faut citer en premier ligne, *le Pôle sud*, les *terres australes*, les *régions tropicales* du monde entier.

Les difficultés énormes, qui pouvaient paraître insurmontables n'ont point empêché les chercheurs d'aller recueillir les végétaux fossiles dans les terres antarctiques et de nombreux explorateurs ont rapporté des régions tropicales des collections qui sont de nature à modifier quelque peu les idées que l'on pouvait avoir sur la répartition des végétaux à la surface du globe pendant la période tertiaire, certains points des anciennes théories ont été confirmés, d'autres ont été infirmés et notamment celle que professait d'Ettingshausen sur la mode de répartition des flores durant la période géologique qui nous a immédiatement précédés.

En ce qui concerne la végétation du pôle nord, aucun fait bien saillant n'est venu s'ajouter aux gigantesques et immortels travaux de Heer sur ces régions jadis si peuplées, aujourd'hui si mortellement désolées, mais le pôle sud a eu aussi ses chercheurs. La moisson des végétaux fossiles n'a pas été aussi fructueuse qu'au Groënland ou au Spitzberg, dans la nouvelle Sibérie ou dans l'Alaska, pourtant le Prof. Nordenskjöld a rapporté d'un horizon supérieur du Jurassique des fougères arborescentes et des cycadinées, des formes végétales peuplant aujourd'hui l'extrême sud américain, et aussi des types de *hêtre* se rapprochant des formes de l'Europe méridionale. A vrai dire Mr. Nathorst émet des doutes sur la portée des résultats que peuvent avoir les découvertes faites par le 64° 15' de latitude sud, les dicotylédones les conifères (*Araucaria Braziliensis*), les fougères ne sauraient apporter une preuve du climat local, qui régnait alors dans ces parages, car les débris végétaux ont été entraînés quelque fois très loin de terres situées plus au nord. Mr. Dusén a fait la même observation pour la

Terre de feu, où l'on constate la présence de plantes à affinités nettement australes, au milieu desquelles un type du hêtre septentrional se fait jour, mais les difficultés d'exploration du pôle sud rendent bien minimes les chances de pouvoir posséder des collections aussi étendues que celles qu'on possède des antipodes.

Les données nouvelles que l'on a sur les régions tropicales ou voisines des tropiques sont plus positives. Au Japon qui est la terre la mieux connue du continent asiatique, Mr. Yokoyama a signalé différents végétaux provenant de couches néocomiennes mais qui ne sont que la continuation de types jurassiques supérieurs et sont analogues à ceux que l'on rencontre en Europe. Les régions tropicales de Bornéo ont fourni au Professeur Warburg des fruits fossiles d'une conservation absolument admirable à en juger par les photographies que l'auteur en donne, il ne peut les identifier à aucun des végétaux existant actuellement dans la région. Mr. Zeiller dans un travail très considérable sur les gîtes minéraux charbonneux de la région du Tonkin et nous-même dans une note, nous avons décrit du pliocène quelques restes de plantes qui paraissent refléter fidèlement l'aspect de celles qui croissent de nos jours dans la vallée du fleuve Rouge.

En Afrique les recherches ont porté surtout sur notre possession de Madagascar 16° L. S., des végétaux ont aussi été recueillis au Soudan 13° L. N. dans la région du lac Tchad.

Au point de vue qui nous occupe ces découvertes sont extrêmement intéressantes, car Mr. Fliche a reconnu dans les couches crétacées de la Grande Ile un bois pouvant se rapporter à une *Laurinée* et Mr. Zeiller a découvert dans les matériaux recoltés au Tchad une flore avec *Polypodium* et *Zingiberacée*, qui plus est une plaque porte une empreinte bien reconnaissable qui appartient au groupe des *Nymphaeacées*.

L'Amérique du Sud, les régions tropicales de la Bolivie, du Brésil, de l'Equateur, de la Colombie ont donné lieu à des recherches nombreuses et à des travaux très importants, dont on doit une grande partie à la plume autorisée de Mr. Engelhardt. Bienqu'on ne puisse pas indiquer avec précision l'étage géologique auquel appartiennent ces différentes flores et qu'on ne puisse pas savoir les parentés qui peuvent unir les tufs volcaniques de Potosi en Bolivie et les gisements des plantes de l'Equateur et de la Colombie, il faut remarquer que dans leur ensemble ces flores présentent une grande homogénéité, ne ressemblent prèsqu'en rien à celles de l'hémisphère boréal, et se lient au contraire de très près aux flores actuelles qui peuplent l'Amérique du Sud. Les recherches ont été également poussées du côté du Brésil, où les végétaux d'Ouriçanga ont été l'objet de divers travaux.

Si ces dernières découvertes ne sont pas de date absolument récente, on peut au moins dire, que l'attention des chercheurs et leur

description ne date que de ces dernières années. Les conclusions sont les mêmes que pour la Bolivie.

Les terres de l'extrême sud de l'Amérique, dont les couches à végétaux ont été rapportées avec quelque doute par Mr. Dusén à l'oligocène, ont fait l'objet de recherches importantes qui nous ont éclairés sur cette végétation australe, toujours bien différente de celle de nos régions, mais possédant pendant le tertiaire la forme nord des *Eufagus* tandis que les *Nothofagus* dont les traits étaient déjà fixés pendant les temps géologiques ont pris à l'heure actuelle une prépondérance exclusive dans les contrées du sud américain.

Enfin, la grande Europe australe, l'Australie a donné lieu à de nouvelles découvertes du plus haut intérêt. Unger et d'Ettingshausen s'étaient faits pendant le siècle dernier les apôtres de l'Australie en Europe pendant le tertiaire et peut-être ces auteurs (le dernier surtout) trop imbus d'une idée à priori, qui au premier abord était fort séduisante, sont allés trop loin dans l'interprétation gratuite des formes trouvées dans l'un comme dans l'autre continent. S'il est évident et de fait certain que l'Australie avant de revêtir sa physionomie caractéristique a possédé sur son continent des formes tropicales communes aux deux hémisphères et des formes australes propres aux antipodes, les faits actuels, en ce qui concerne la paléontologie végétale du moins, tendent à battre en brèche cette opinion accréditée de nos jours et basée sur des vues de l'esprit, que l'Australie, en retard d'une période, possède les végétaux, qui croissaient à la surface du globe pendant l'époque tertiaire. Il est de plus en plus probable, que pas plus que l'Australie ne possède de nos jours la végétation tertiaire d'Europe, celle ci n'a, à un moment donné du temps, possédé une flore exclusivement australienne; la question des *Protéacées* européennes a fixé l'attention des paléontologistes, mais il y a là lieu de créer une distinction entre le crétacé et le tertiaire; tandis que au crétacé, les flores se sont montrées assez peu différentes les unes des autres partout où on les a rencontrées, la flore tertiaire offre des différences essentielles à cet égard. Les formes citées par d'Ettingshausen pour le crétacé australien: *Casuarina*, *Myrica*, *Dryophyllum*, *Quercus*, *Fagus*, *Cinnamomum*, *Laurus*, *Grevillea*, *Banksia*, *Diospyros*, *Aralia*, *Eucalyptus*, *Cassia*, se rapprochent certainement beaucoup de la flore européenne, malheureusement les dessins sont si incomplets et les nervations si négligées, qu'on ne saurait affirmer sur les figures données par cet auteur que tous les genres cités sont légitimement déterminés. D'autre part les recherches de Mr. Deane sur la même région, tendent à prouver une thèse inverse de celle d'Ettingshausen, il a en effet rapproché les empreintes qu'il a découvertes des végétaux de la côte ouest de l'Australie et Mr. Staub analysant son travail ajoute que nous sommes proba-

blement là, plus près de la vérité. La végétation australienne a dû sans doute traverser des vicissitudes assez considérables, car à la suite de recherches entreprises dans la N^{lle} Galle du Sud on a trouvé dans des couches pliocènes des fruits que Mr. le Baron v. Müller n'a pu identifier à aucun des organes existant encore dans la région.

Les points que nous venons de signaler paraissent, malgré la pénurie de documents qu'on a extrait, ceux qui présentent un intérêt majeur pour les grandes questions philosophiques que soulève l'étude des végétaux disparus de la surface du globe, mais d'autre part, le champ des investigations s'est ouvert vaste et varié aux chercheurs de l'ancien et du nouveau monde. Depuis quelques années les auteurs américains ont accumulé et publié une masse considérable de documents, l'Europe n'est point non plus restée en retard et les chercheurs se sont multipliés, mettant au jour une foule de documents précieux pour l'histoire de la grande bande forestière tertiaire, qui, entourant comme d'une immense ceinture l'hémisphère boréal, a subi pendant les temps tertiaires des vicissitudes sans nombre, jusqu'au moment où disloquée par l'époque glaciaire elle a acquis la physionomie que nous lui connaissons de nos jours.

Comme on vient de le voir par ce rapide exposé, les recherches ont été nombreuses et variées et se sont étendues à la presque totalité des terres connues. Pour tirer tout le profit désirable de documents pareils, il est nécessaire tout d'abord de les déterminer d'une manière aussi rationnelle que possible et de leur donner une étiquette correspondant bien à leur identité. Cette matière unique a été travaillée par les auteurs de manières fort diverses, et en suivant des voies différentes. L'examen de quelques unes des principales méthodes vont faire l'objet de notre deuxième chapitre, nous essayerons en dernier lieu, d'établir une méthode aussi rationnelle que possible pour asseoir sur des bases solides les déterminations des énigmes végétales que la nature soumet à la sagacité humaine.

II. Les Méthodes.

Les maîtres de la paléontologie végétale n'ont pas formé d'école proprement dite, et les méthodes dont use cette science encore à son début sont fluctuantes et laissées pour ainsi dire à l'initiative de chaque auteur suivant sa manière de voir. On peut néanmoins distinguer dans les différents ouvrages qui composent la bibliographie de cette branche des sciences, trois courants principaux que nous désignerons faute de mieux du nom d'école. Ce sont : l'*Ecole américaine*

avec Lesquereux comme chef de file; *l'Ecole allemande* avec Unger et Heer à laquelle il faut joindre d'Ettingshausen, bien que celui-ci ait, grâce à ses merveilleuses iconographies, inauguré une voie, que malheureusement lui même n'a pas toujours suivi, enfin *l'Ecole française* à la tête de laquelle on trouve Brongniart et de Saporta.

Il est extrêmement profitable d'examiner dans leurs détails ces différentes manières de faire afin d'en tirer une méthode qui puisse faire avancer la paléobotanique dans une voie vraiment progressive et rationnelle.

S'il nous arrive dans le cours de cet exposé de critiquer certaines manières de voir, nous le ferons toujours avec la plus grande impartialité, persuadé que nous sommes, que les fondateurs de cette science ont atteint une largeur de vue qu'il sera difficile par la suite d'atteindre. Chaque auteur dans chaque région a emprunté divers points de méthode aux maîtres en les transformant suivant leur propre point de vue.

L'Ecole américaine a peut-être décrit et retenu trop souvent des documents incomplets, mais toujours (et on ne saurait trop l'en féliciter) illustrés avec un grand luxe de figures, malheureusement la comparaison avec les types vivants a été par elle singulièrement négligée. Par contre la comparaison des flores et des niveaux a créé une véritable chronologie végétale, locale il est vrai, mais du plus haut intérêt, surtout en ce qui concerne le crétacé, pendant lequel les différences de climat ne paraissent pas s'être fait sentir.

Mr. Holm, à qui on est redevable d'excellentes études comparatives des genres paléontologiques avec les vivants, dit lui même, que „les paléobotanistes américains sont allés trop loin en donnant des noms spécifiques à des fragments incomplets“.

Unger et Heer avec une grande sureté de vue ont fourni quantité de déterminations impeccables, mais la méthode comparative a été tout à fait négligée par Unger, ces auteurs se contentent d'indiquer le type actuel vivant qui paraît se rapprocher le plus du fossile, mais ne paraissent point se préoccuper de la patrie qu'il habite. Souvent aussi ils négligent le réseau ultime, du reste Unger était imbu d'idées à priori qui ont souvent faussé les résultats que l'envergure de son génie avait su pressentir, sans pouvoir, au moyen des documents qu'il possédait, les établir sur les bases rationnelles de la critique scientifique. Suivie par la plupart des auteurs italiens, cette méthode donne quelques fois de bons résultats, mais elle est aussi susceptible de perpétuer de lourdes fautes.

d'Ettingshausen a ouvert à la paléontologie végétale la voie de la nervation comparée et a donné pour certaines familles des iconographies presque complètes, malheureusement cet auteur a négligé

la dissection des petits détails, qui peuvent pourtant fournir de précieux renseignements.

La nécessité de l'étude minutieuse du réseau veineux a été tout d'abord formulée par l'Ecole française et Brongniart dans son *Histoire des végétaux fossiles* disait en 1828. „Dans les feuilles, la disposition des nervures, qui nous indique la charpente proprement dite de ces organes, nous fournira les signes les plus essentiels pour les distinguer entre elles, et pour déterminer les familles auxquelles elles appartiennent.“

De Saprota, surtout dans ses derniers ouvrages, a fait une étude approfondie du réseau veineux et s'en est servi comme base pour établir un grand nombre de déterminations.

De nos jours la majorité des auteurs semble s'être trop attachée à regarder dans les feuilles fossiles des organes n'ayant, que des rapports si lointains avec les plantes actuelles, que nommer simplement le végétal vivant similaire leur a semblé suffisant.

Qui plus est, considérant les flores fossiles les unes par rapport aux autres, il se sont contentés, en les comparant entre elles, de désigner par le même nom des empreintes, qui n'avaient qu'un vague air de ressemblance avec une décrite antérieurement.

Cette méthode de comparaison de flore à flore, si l'on peut lui donner ce titre, est pleine de dangers, et peut entraîner aux pires interprétations. Les difficultés de détermination sont déjà si grandes en s'entourant de toutes les précautions, qu'il n'est pas étonnant de commettre de graves erreurs d'attribution en comparant simplement des empreintes quelquefois frustes, quelquefois incomplètes et la plupart du temps nommées en premier lieu sur la simple ressemblance d'un contour ou d'un système veineux secondaire quelquefois mal conservé. Nous devons tenir pour *inutile* dit M. le Professeur Schlechtendal un travail qui consisterait à donner, sans preuves, des synonymes à des plantes déjà nommées par d'autres auteurs.

Le polymorphisme, les conditions de milieu, parfois aussi des idées à priori ont pu fausser l'interprétation première, et l'on est frappé de voir combien certains auteurs, qui pourtant ont accumulé une masse de faits, acceptent, sans qu'ils paraissent émettre à leur sujet le moindre doute, des déterminations antérieures et établies parfois sur des bases si précaires, qu'on n'oserait en ce qui concerne la nature actuelle avancer de pareilles assertions.

La méthode de comparaison de flore à flore, excellente en ce qui concerne la filiation d'une plante dans le passé, ne saurait en aucun cas, à moins d'avoir soumis à la critique l'échantillon primitif (ou à défaut une bonne figure), nous donner une indication précise sur la place qu'il convient d'assigner dans la classification à un organe donné. Cette méthode a certainement permis de grouper un certain

nombre de fossiles entre eux, elle a mis un lien entre les diverses flores locales, mais elle ne peut s'appliquer qu'aux périodes anciennes et quand il s'agit de genres disparus. En ce qui concerne la flore tertiaire elle est extrêmement défectueuse car, nommer une empreinte du nom générique d'une plante actuelle suppose à priori qu'elle a avec celle-ci une liaison étroite, or l'auteur qui l'a nommé la première fois, peut l'avoir fait sur une idée préconçue, ou sur un échantillon insuffisamment soumis à la critique. On pourra donc employer cette méthode quand il s'agira de comparer les flores fossiles entre elles, mais elle est impuissante à nous livrer la véritable signification des plantes du passé.

Une autre méthode qui est peut-être la contrepartie de celle dont nous venons de faire la critique, est la méthode qu'on pourrait appeler la *méthode analytique*. Tandis que la première groupait des formes, établissait des liens sans souci, il est vrai, des affinités avec la nature vivante, celle-ci pulvérise les espèces à l'infini, et une différence minime, qu'il s'agisse du reste de rapports de fossile à fossile ou de fossile à vivant, semble suffisante pour autoriser une appellation différente. Les partisans de l'évolution „théorique“ ont cru peut-être pouvoir établir une filiation en nommant différemment une plante des temps géologiques, qui possède avec ses descendants directs de la nature actuelle plus de rapports que les organes de ce même végétal n'ont entre eux. C'est ainsi qu'un grand nombre d'espèces bien connues pour leur polymorphisme ont donné lieu à la création d'une grande quantité d'espèces.

Les chênes en sont un excellent exemple et dans un dernier travail sur l'Aquitaniens de Radoboj pour ne citer qu'un exemple entre cent, Ettingshausen qui pourtant d'ordinaire établit facilement les espèces nouvelles a rattaché au *Q. ilex*, ou à un type ancestral (qui somme toute n'est qu'un membre d'une lignée directe se succédant de père en fils) les nombreuses formes observées dans le miocène de Parschlug et qu'on avait tout d'abord considérées comme des espèces autonomes.

La réduction dans le genre *Quercus* et dans un grand nombre d'autres ne fait aucun doute, car il serait aisé de trouver dans la nature actuelle et sur un petit nombre de pieds, les formes les plus diverses, qui une fois fossilisées auraient donné lieu à autant de noms différents.

Cette méthode analytique rompt en outre le lien qui existe entre plantes fossiles et plantes vivantes. Déjà un certain nombre d'auteurs ont dénommé par le nom de la plante actuelle en le faisant suivre du nom de l'étage dans lequel on trouve le fossile, un certain nombre d'empreintes qui ne diffèrent que fort peu des végétaux de la nature actuelle comme par exemple les *Taxodium*, *Sequoia*, *Liquidambar*,

Sassafras, Zelkovia, Platanus, Acer etc. Certainement des noms différents peuvent donner plus de poids à la soutenance de certaines théories évolutives, mais les faits ne doivent point être arrangés pour servir une théorie, c'est elle au contraire qui doit se modifier pour leur servir de cadre.

La méthode analytique poussée trop loin, pulvérise les espèces, établit des démarcations fictives là où rationnellement, grâce à la comparaison avec la nature vivante on est fondé à n'en pas voir; elle encombre la science d'une série de synonymes et nuit à la synthèse des formes qui depuis leur apparition forment jusqu'à nos jours un faisceau ininterrompu. Il faut dire pourtant pour sa justification qu'elle nous permet toujours de séparer sûrement deux formes; car en paléontologie il nous manquera, sauf de très rares cas, le criterium de la connexion des organes qu'il est si facile d'avoir quand il s'agit de la nature actuelle, et cela sera d'autant plus vrai que nous nous enfonçons d'avantage dans les profondeurs du passé.

Un certain nombre d'auteurs ont employé une autre voie, ils se sont servis de la méthode qui consiste à comparer les flores anciennes à la flore actuelle. Cette méthode que Saprota a souvent employée, que Schenk considère comme excellente, bien qu'il fasse peu de cas du réseau ultime, a pour elle de pouvoir au moins n'avancer que des propositions basées sur un raisonnement sérieux et qui, s'il n'est pas toujours exempt de critique, s'efforce de lui laisser le moins de prise possible. Grâce à elle les formes du passé acquièrent une plus grande homogénéité, les liens qui les unit aux formes actuelles se trouvent resserrés et l'état civil des formes disparues se trouve établi sur les bases de la critique rationnelle; enfin la disjonction ou le rapprochement des formes fossiles trouve leur justification dans le seul moyen rationnel que nous ayons à notre disposition, à savoir: l'étude de ce qui se passe actuellement sous nos yeux.

Le nombre des feuilles qui se ressemblent dans le même genre ou dans des familles différentes nous invite à les analyser jusque dans leurs moindres détails, afin de saisir des différences qui nous permettront de leur assigner leur véritable place. D'autre part, l'étude du cycle des variations dans une même forme ne saurait être négligée par les paléontologistes, car souvent comme l'ont montré dans de remarquables études d'Ettingshausen et Mr. Krâsan les variations des fossiles sont comprises dans le même cycle. Enfin la méthode que nous exposons ici s'efforce de passer en revue, autant que faire se peut dans l'état de nos connaissances et avec les moyens dont chacun peut disposer, s'efforce, dis-je, de passer en revue les organes similaires pouvant prêter à confusion; et ce n'est que lorsque tout à été bien pesé et quand les conclusions ont encore emprunté leur dernière force dans la distribution actuelle des formes entrant en comparaison,

qu'elle assigne à tel ou tel organe la place rationnelle qui lui convient.

Cette manière de procéder s'entoure donc de toutes les précautions et malgré tout, les empreintes imparfaites, les documents de comparaison incomplets, enfin le polymorphisme suffisent pour nous donner l'intuition qu'il manque à la détermination quelque chose pour être parfaitement satisfaisante et forcer la conviction de tous.

Quand il s'agit de fleurs de fruits ou de graines les difficultés sont encore considérables et on adresse parfois à leur détermination de vives critiques, plus nombreuses encore sont les objections qui s'adressent aux feuilles, nous allons en passer en revue quelques unes avant d'exposer et d'essayer de justifier la méthode qui nous paraît la plus propre à apporter à la paléontologie végétale la sécurité dans les déterminations et partant les plus grandes chances de succès.

Les objections. — Malgré tout le soin dont on peut entourer l'étude des plantes fossiles, un certain nombre d'auteurs considèrent encore que les déductions, qu'on peut tirer de cette science sont excessivement précaires pour ne pas dire complètement nulles. Il y a bien peu de fossiles admis par les *Pflanzenfamilien* d'Engler, et Schenk dans son traité de paléontologie n'est pas loin de regarder toutes les déterminations basées sur des feuilles comme insuffisantes pour prouver l'existence de tel ou tel genre pendant le tertiaire. Cet auteur reconnaît comme fondées la majorité des déterminations de Conwentz pour l'Ambre du Samland, mais il s'appuie plutôt sur la distribution actuelle que sur les déterminations paléontologiques pour admettre en Europe l'existence d'une famille pendant les périodes géologiques.

Quoique nous soyons pour notre part absolument convaincus qu'un très grand nombre de déterminations paléontologiques sont, ou bien totalement nulles, ou peuvent recevoir des interprétations différentes de celles que leurs auteurs leur ont prêté, nous ne saurions admettre l'opinion de certains auteurs qui semblent rejeter en bloc les déterminations foliaires sous le fallacieux prétexte que souvent les feuilles ne peuvent pas nous donner de résultats positifs.

Les botanistes ne considèrent pas assez les feuilles dans leur dernière trame, nul besoin n'est pour eux de se livrer à cette minutieuse analyse, frappés d'autre part et à juste raison de la légèreté avec laquelle un grand nombre de paléobotanistes font leurs déterminations, ils en sont arrivés à conclure que le réseau veineux n'est pas capable de fournir des documents positifs. Si un botaniste, disent-ils, n'avait que des feuilles à sa disposition pour classer un herbier, mélangé par hasard, il ne tenterait pas une tâche aussi ingrate et se contenterait de rejeter cet amoncellement de feuilles, étant impuissant à n'en rien

tirer. Cet exemple qu'il n'est pas rare de voir citer par nos contradicteurs ne repose pas sur des bases sérieuses.

Il ne s'agit pas en effet de savoir ce qu'un botaniste ferait dans un cas semblable, il convient de rechercher ce qu'un paléobotaniste doit faire en face des seuls documents que la nature met à sa disposition. Il n'est pas logique de tirer d'une science sœur mais poursuivant son but à l'aide de tout autres méthodes, un exemple qui n'est applicable qu'à moitié à la paléontologie dont les méthodes sont notablement différentes; mais puisque l'objection a été formulée, nous l'acceptons comme telle et nous voulons la discuter.

Tout d'abord, les buts de la botanique actuelle et de la botanique fossile sans être opposés sont différents. Tandis que la première s'occupe notamment de la distinction et du classement à l'aide des organes floraux surtout, la seconde regarde seulement la morphologie des organes végétatifs n'ayant que bien rarement des fleurs à sa disposition. La première n'a nul souci des organes foliaires comme le fait remarquer Mr. Fliche dans son excellente note pour servir à *l'Etude de la nervation* „la nervation, dit-il, a été longtemps mise par les botanistes descripteurs à un rang très inférieur pour la distinction des espèces“, la seconde au contraire analyse les feuilles jusque dans leurs derniers linéaments. Enfin tandis que la première ne porte presque aucune attention aux formes anormales des végétaux, la seconde cherche à découvrir dans le passé les raisons de cette variabilité des formes dans les végétaux actuels. Dès lors si un botaniste avait à reconstituer son herbier après un pêle-mêle indescriptible, il faudrait en premier lieu qu'il se mette à travailler les méthodes qui doivent présider aux recherches paléontologiques, qu'il ne cherche point à établir des espèces suivant l'acception donnée de nos jours dans la science du règne végétal vivant et qu'il cherche au moyen d'un herbier type, en y étudiant les formes normales et anormales, à classer les feuilles éparses de la première collection.

Si l'on veut comparer logiquement les deux auteurs, botaniste et paléobotaniste, placés dans le cas que nous venons de mentionner, il faut admettre également que le botaniste connaît la provenance de l'herbier à reconstituer, car le paléobotaniste possède des collections provenant de couches de terrains déterminées et présentant un ensemble d'organismes relativement homogène.

En dernier lieu le paléontologiste compare ses feuilles fossiles avec des feuilles connues d'espèces vivantes et cela sur de très nombreux échantillons de provenances diverses.

En agissant ainsi on pourrait classer cet herbier actuel dont nous avons parlé, en trois lots, le plus considérable aurait sûrement retrouvé sa place exacte, un plus petit, contenant les formes anormales douteuses constituerait le second, enfin un troisième contiendrait un infime rebus.

Le paléobotaniste ne procède, ou plutôt ne devrait pas procéder autrement, et pour arriver à son but il doit employer une méthode excessivement serrée, que d'habitude les botanistes descripteurs dédaignent quand il s'agit d'organes foliaires.

Nous allons dans le chapitre suivant examiner la méthode qu'il convient d'employer pour obtenir des résultats rationnels au moyen des seuls organes mis à notre disposition, c'est-à-dire les feuilles d'abord en grand nombre, quelques fruits et de très rares fleurs.

La méthode. — C'est en nous inspirant surtout des travaux d'Ettingshausen, Saporta, Marion, Schenk, Boulay; MMs. Zeiller, Schlechtendal, Holm, Bommer, Deane, Fliche, Marty etc. que nous avons synthétisé les points principaux que nous allons exposer, nous avons, du reste, déjà dans notre flore des Cinérites du Cantal discuté cette méthode et nous en avons fait l'application. Depuis nous avons consulté une foule d'ouvrages récents et il est bien rare que nous n'ayons pas trouvé dans chacun quelque point important que l'on peut avantageusement utiliser.

Il faut tout d'abord poser en principe le bannissement le plus complet de toute idée à priori; ceci n'exclut pas nécessairement la présence d'axiomes indiscutables et que l'on ne peut démontrer, un fait est toujours un fait que nous devons accepter comme tel, une idée à priori procède généralement d'une théorie plus ou moins bien étayée avec laquelle coute que coute l'on veut faire cadrer les faits.

Personne n'est indemne de cette tendance et l'on peut dire que parfois elle a conduit dans une fausse voie des auteurs qui auraient pu fournir à la science un contingent plus considérable de découvertes heureuses. Je regrette notamment de n'être point de l'avis de Schenk, aux ouvrages de qui il faudra toujours recourir, et qui sont des monuments impérissables de saine critique, quand il ne prête aucune valeur aux détermination basées sur des feuilles tout en en reconnaissant le bien fondé.

On ne peut donner de meilleur exemple d'idée à priori que celle qu'Ettingshausen professait vis à vis de la dispersion des formes australiennes en Europe, théorie qu'il étayait à vrai dire sur des faits, susceptibles d'être interprétés de manières diverses.

Enfin n'est-il pas aisé de voir dans certains ouvrages de Saporta une multiplication extraordinaire d'espèces là où vraiment il n'y avait que des formes presque semblables, tant cet auteur était désireux d'appliquer aux végétaux la théorie darwinienne!

Cette manière de faire a fourni de tels résultats qu'on doit absolument l'abandonner si l'on veut voir progresser véritablement la paléontologie.

La détermination des restes fossiles se bute à un certain nombre de difficultés que Mr. Zeiller a résumées dans son excellent précis de botanique fossile, nous les rappelons en les schématisant.

- 1^o Nombre immense de matériaux à consulter.
- 2^o Difficulté de reconnaître la forme et la nervation dans des familles, qui, quoique proches, sont très éloignées sous ce rapport et d'autres, qui très éloignées, présentent des formes analogues.
- 3^o Difficultés résultant des variations individuelles.
- 4^o Difficultés provenant du peu de rapport qui existe entre les plantes primitives et les végétaux actuels.

Cet auteur ajoute comme conclusion „Malgré toutes ces difficultés on est parvenu en général à force de recherches et en rectifiant successivement les attributions trop hâtives à classer avec une assez grande certitude la plupart des feuilles fossiles de Dicotylédones tout au moins de celles qui étaient assez bien conservées et dont la nervation était suffisamment nette“.

Il est certain que la netteté, la bonté et l'intégrité de l'empreinte sont des caractères *sine qua non* d'une bonne détermination et même qui justifient l'effort que l'esprit fait pour l'effectuer.

Ce point acquit et avant d'aborder les difficultés que nous venons d'énumérer plus haut afin de les résoudre, ou tout à moins de donner les moyens les plus efficaces pour les vaincre on peut se demander si la méthode doit rester la même, qu'on s'adresse aux végétaux tertiaires ou à ceux du crétacé. Il semble que la paléobotanique phanérogamique doive poursuivre un double but. Celle qui touche au début de l'apparition de végétaux à la surface du globe et qui durant le crétacé et une bonne partie de l'ère tertiaire, nous fournit des formes ambiguës reflétant un milieu et des entités spécifiques très lointaines de celles qui constituent le tapis végétal actuel, et en second lieu l'étude des végétaux de la deuxième partie des temps tertiaires qui sont, pour la plupart, proches parents de ceux qui ornent aujourd'hui nos forêts et la lisière de nos cours d'eau. Nous pouvons ici faire des études comparatives et de la filiation, ainsi que des *essais* de géographie botanique géologique. D'où une double méthode, ayant une base commune (la nervation) et s'appliquant, l'une à l'étude des restes anciens, l'autre à celle des restes récents.

La nervation qui doit servir de base, doit de part et d'autre être bien conservée. La comparaison des types fossiles les uns avec les autres, les études de flore à flore doivent être largement utilisées quand il s'agit des gisements crétacés et de ceux du début de l'ère tertiaire. On a pour la plupart du temps affaire avec des types éteints dont les traits ont été fixés et minutieusement décrits par

l'auteur qui le premier a fait connaître la flore nouvelle; c'est donc à ce type qu'il faudra recourir dans les études subséquentes, c'est à lui qu'il faudra comparer les nouvelles empreintes et le champ des recherches sera naturellement beaucoup plus restreint. Comme nous ne pouvons connaître (sauf des cas exceptionnels) les variations auxquelles le type a été sujet, une différence quelquefois minime peut justifier la création d'une forme nouvelle, et comme d'autre part les conditions du milieu dans lesquelles il a vécu nous seront probablement pendant longtemps encore inconnues, la comparaison avec les types vivants sera plus fluctuante et perdra beaucoup de poids au point de vue des données qu'on en pourra déduire.

L'étude minutieuse du réseau veineux, celle de la forme, et la comparaison attentive avec les types connus d'autres flores, doivent conduire la méthode dans l'étude des restes des végétaux disparus à tout jamais de la surface du globe.

Nos moyens d'investigation sont plus variés, quand il s'agit des plantes tertiaires liées intimement aux végétaux actuels.

S'ils sont plus variés, ils voient aussi surgir devant eux des difficultés plus grandes, mais aussi ils puisent dans la variété même des moyens dont ils disposent pour arriver au but, une force beaucoup plus grande, un plus haut degré de précision.

La première difficulté que rencontre le paléobotaniste possédant une *bonne* empreinte à déterminer, c'est le dédale des formes arborescentes et herbacées qui s'offrent à lui. Comme le dit Mr. Zeiller: „On peut sans doute restreindre un peu les recherches en s'attachant de préférence parmi les végétaux vivants aux formes arborescentes, les fenilles des plantes herbacées, si ce n'est celles qui croissent au voisinage des eaux, n'ayant guère pu parvenir jusqu'aux bassins de dépôt; mais encore ne faut-il pas exclure absolument les végétaux herbacés, surtout si l'on a affaire à des tufs par exemple ayant empâté sur place les plantes de toute nature qui croissaient aux alentours des sources incrustantes.“¹⁾

Il est d'autre part assez aisé de distinguer une feuille d'herbe d'une feuille d'arbre si nous excluons les *Nelumbo*, *Nuphar*, *Villarsia*, *Smilax*, *Dioscorea*, diverses *Aroïdées* et quelques autres. Ou bien, les plantes herbacées ne donnent que des empreintes frustes devant être forcément placées dans une des dernières classes dont nous parlerons plus loin, et dont il ne faut que tenir fort peu compte, ou bien, s'il s'agit de tufs et que la nervation soit bien conservée elle présentera, soit des caractères nets et une comparaison avec les types vivants nous donnera sa place, soit des caractères si peu tranchés qu'il faudra dans la majorité des cas ne leur prêter qu'une valeur toute relative.

¹⁾ Zeiller, *Eléments de paléobotanique*, page 301.

C'est surtout aux feuilles d'arbres que le paléontologiste a affaire sans exclure la possibilité de pouvoir rencontrer les autres, or, parmi les feuilles d'arbres, le nombre est d'autant plus grand, qu'il y faut joindre quantité de formes individuelles, pour distinguer ces diverses formes il convient de ne s'occuper nullement des coupures familiales de la botanique actuelle, car celles-ci sont basées sur les organes floraux et qu'elles ne tiennent pas compte des caractères foliaires. Nous devons au contraire opérer dans les formes des feuilles des groupements qui sont du reste assez réduits. „Il faut d'abord distinguer d'une part les feuilles composées, les unes pédalées ou palmées, les autres pennées, d'autre part les feuilles simples. Parmi ces dernières outre les petites feuilles à limbe étroit muni d'une simple nervure visible, rarement rencontrées à l'état fossile on peut mentionner notamment les feuilles peltées les feuilles palmatifides enfin les feuilles penninerves à type acrodrome, camptodrome et craspédodrome.“¹⁾

Après avoir restreint ainsi le champ d'action l'on doit faire appel aux caractères morphologiques qui permettent de préciser d'avantage à quel type peut appartenir l'organe qu'il s'agit de nommer, car „bien que „l'une des difficultés principales est que le même type aussi bien comme „nervation que comme forme du limbe se retrouve parfois dans des „familles bien différentes et qu'on peut alors hésiter entre des groupes „singulièrement éloignés, *cependant l'identité n'est presque jamais absolue.*“²⁾

Dans l'examen des différents caractères chaque auteur se place à un point de vue spécial, attachant plus ou moins d'importance à tel ou tel, tantôt en négligeant certain presque complètement.

Les uns, suivant en cela la botanique actuelle, ont pesé, d'autres ont dénombré. On peut dire que l'examen minutieux de *tous* les caractères et de *tous* les détails doit entrer en ligne de compte, car nous n'avons aucune donnée pour apprécier lequel est prépondérant. Du reste les auteurs qui se sont occupés de morphologie foliaire et (il faut avouer qu'ils ne sont pas nombreux) sont parvenus grâce à des comparaisons attentives des familles diverses à noter les variations les plus fréquentes des organes foliaires et ils n'ont pas tardé à s'apercevoir qu'il existait des caractéristiques; tantôt c'est la longueur relative du pétiole qui est le caractère le plus fixe, tantôt le nombre des nervures secondaires, tantôt la finesse du réseau veineux ou la forme spéciale des mailles etc. etc. *Il n'y a donc pas lieu en règle générale d'accorder a priori plus d'importance à l'une qu'à l'autre.*

C'est donc en étudiant les plantes vivantes qu'on parvient à grouper les types les uns à côté des autres, faisant ressortir les

¹⁾ R. Zeiller, *Eléments de paléobotanique.*

²⁾ R. Zeiller, *loc. cit.*

ressemblances des uns, tandis que l'on est ainsi plus à même de saisir les caractères distinctifs qui séparent deux types même se ressemblant au premier abord.

C'est en s'appuyant sur une douzaine de caractères morphologiques qu'on établira cette étude. Nous les avons déjà indiqués dans notre flore des Cinérites du Cantal, nous les donnerons ici à nouveau avec une très légère adjonction et nous fournirons à leur sujet quelques éclaircissements. Ce sont les études de d'Ettingshausen, de Candolle, de Mr. Trabut et nos observations personnelles, qui nous ont servi à établir cette étude; nous ne saurions omettre un nom qui nous est cher à plusieurs titres celui de Mr. Marty, dont les observations au sujet de la morphologie foliaire vivante sont faites avec une sagacité et une précision remarquables.

Les caractères morphologiques sont: *La forme, le pétiole, les dimensions du limbe, la marge, la consistance du parenchyme, la force relative des principales nervures, le nombre des nervures secondaires, leur disposition* (a) à la base (b) le long des primaires, *leur angle d'émergence, le réseau tertiaire, le réseau ultime, l'épiderme.*

Parmi eux les uns sont importants les autres secondaires *suivant le type auquel on s'adresse.*

Le pétiole, bien qu'ayant dans certains groupes une certaine valeur n'en a qu'une bien minime en paléontologie, étant donné la rareté de sa conservation intégrale.

La dimension du limbe n'est ici indiquée que pour mémoire et parce que certains auteurs ont cru pouvoir, sur elle, établir des distinctions spécifiques. La nature vivante nous donne assez d'exemples à ce sujet pour qu'il soit utile d'insister plus longtemps sur le peu de valeur des déterminations basées sur un tel caractère.

La forme du limbe et la marge ont chez un grand nombre de types, mais *beaucoup aussi* font exception, une réelle valeur, mais il faut avoir soin 1° de les subordonner toujours aux caractères tirés de la nervation 2° d'étudier à ce point de vue un grand nombre de familles actuelles. Tel genre par exemple aura une marge constamment dentée dans tous ses types spécifiques, ou à quelques exceptions près, comme dans le genre *Tilia*, d'autres au contraire présenteront les marges les plus diverses, *Quercus*, *Ilex*; d'autres enfin seront entiers, ou dentés suivant l'époque de leur existence, *Juglans*. Il va sans dire dès lors, que le caractère varie d'importance suivant le genre auquel on s'adresse, et il est nécessaire d'avoir toujours présent à l'esprit ces particularités dans les déterminations.

La consistance a aussi sa valeur. Souvent l'épaisseur du parenchyme est telle, qu'elle masque complètement l'empreinte des nervures qui sont noyées dans la masse et n'ont pu laisser de trace, mais il faut bien s'assurer que cette absence de nervation provient de cette parti-

cularité, car les *nervi obsoleti* des auteurs, loin de constituer un caractère, doivent dans ce cas faire purement et simplement rejeter l'empreinte.

C'est au réseau veineux et à sa disposition dans le limbe que se sont surtout attachés les paléobotanistes. Il va sans dire qu'il faut commencer par faire de la nervation comparée, cette étude est la base de toute bonne détermination. Le nombre des nervures secondaires, leur manière d'être à la base et le long de la primaire, leur angle d'émergence, tout cela est sujet à des variations, à des oscillations plutôt, qui se meuvent dans un certain angle. Pour certains types, l'amplitude est plus ou moins considérable, elle ne paraît pas pourtant dépasser un certain degré pour un type donné; tout au moins la majorité des échantillons présente une fixité relative telle que la moyenne se rapproche sensiblement d'un chiffre, sans être sujet à de grandes variations. Il est certain qu'on pourra toujours trouver un cas tératologique et qu'il faudra considérer ces caractères comme bien précaires quand l'amplitude des oscillations est trop grande, comme chez *l'Ulmus campestre* par exemple où le nombre des nervures secondaires peut varier de 9 à 17 suivant les feuilles auxquelles on s'adresse.

Le réseau tertiaire doit être visible tout au moins dans une partie du limbe pour qu'une empreinte soit déterminable, ou tout au moins pour qu'on puisse avec quelque chance de succès la soumettre à la critique, les caractères de ce réseau sont essentiels en eux mêmes et nous fournissent de précieuses indications par suite de leurs rapports avec les réseaux d'un rang inférieur.

Tandis que le réseau tertiaire sert à établir les caractères physionomiques (terme que nous définirons plus loin), le réseau ultime est essentiellement morphologique, c'est un tissu de remplissage qui généralement se conserve semblable à lui-même sur toute la surface du limbe.

Enfin l'épiderme peut fournir des indications utiles quand il est conservé d'une manière suffisante pour pouvoir être observé au microscope. L'on sait en effet que certaines plantes possèdent des stomates caractéristiques, quand on les retrouve sur une plante fossile ils viennent ajouter un nouveau poids aux raisons qui militent en faveur de l'attribution proposée.

Par l'examen des caractères qui doivent pouvoir être observés sur la plus grande partie d'une empreinte fossile, on parvient à restreindre considérablement notre champ d'action, et la plupart des formes sont de ce fait éliminées. Mais le nombre des types est si grand dans la nature actuelle et il était certainement plus grand encore pendant le Crétacé et le Tertiaire, que l'examen de ces seuls caractères nous donnera des indications précises, il est vrai, mais

encore trop fluctuantes, pour que nous puissions avec raison ranger telle ou telle empreinte à côté de tel ou tel de ses congénères de la nature vivante. Si nous envisageons tous les caractères en particulier, on pourra trouver dans un certain nombre de groupes, des feuilles ayant même forme, pourvues de dents ou entières, possédant une nervation secondaire analogue et même dont les réseaux tertiaires et ultimes soient composés de mailles similaires.

Une fois en possession d'un certain nombre de feuilles, que nous a fournies la première élimination, nous sommes mis dans l'obligation d'opter pour telle ou telle forme, c'est ici que doivent entrer en jeu ce que nous avons appelé les *caractères physionomiques*. Ces caractères les auteurs les ont utilisés sans pourtant indiquer nettement le processus de leur raisonnement. Dire que telle feuille ressemble à telle autre, qu'elle en a la physionomie, indique implicitement que l'arrangement des différents caractères est tel, qu'il en résulte une physionomie qui frappe l'œil au premier abord; mais c'est courir à l'erreur que de ne pas soumettre ces caractères à la critique, car une feuille peut posséder la physionomie d'une autre, sans pour cela posséder les mêmes caractères. Un exemple fera mieux saisir notre pensée. Dans la botanique actuelle on se sert souvent comme dénomination spécifique des termes, *laurifolia*, *populifolia* etc.; or cette dénomination implique nécessairement une physionomie semblable ou approchante mais il ne s'en suit pas pour cela qu'on puisse confondre une telle feuille avec celle du genre correspondant, *Laurus* ou *Populus*. Ici en un mot la physionomie est obtenue à l'aide d'*éléments morphologiques différents* or pour qu'une physionomie soit véritable, au sens que nous y attachons dans les déterminations paléontologiques, il faut qu'elle soit obtenue avec les mêmes éléments. Il faut en d'autres termes qu'il y ait *similitude des caractères morphologiques et similitude de physionomie*.

L'étude des caractères morphologiques subordonnée à l'étude des rapports de ces caractères entre eux, nous permet d'entrevoir des résultats effectifs; car s'il est déjà difficile que plusieurs organes possèdent absolument les mêmes caractères, il est presque impossible de penser, qu'ils puissent être disposés d'une manière identique, dans ce cas nous devrions avouer notre impuissance, mais ces cas sont heureusement rares!

Nous venons d'éliminer encore par le fait de ce deuxième raisonnement critique, certains termes de comparaison. Souvent cet examen satisfera l'esprit, quelque fois il planera encore un doute et c'est ici qu'interviendront les *caractères biologiques* tirés de la dispersion actuelle des groupes et des habitudes de ceux-ci.

Schenk est arrivé en donnant à cette manière de voir la prépondérance à prouver l'existence de genres à l'époque tertiaire plutôt par leur dispersion géographique que par les caractères tirés de la

nervation. Ettingshausen, d'un autre côté, imbu d'idées à priori en était arrivé à admettre d'autant plus facilement une détermination, que la plante en question se rapprochait d'avantage d'un genre australien ou d'une région tropicale de l'hémisphère sud; Saporta s'est surtout préoccupé des caractères morphologiques sans paraître faire grand cas de la patrie des termes de comparaison; quant aux auteurs américains, leur choix est également assez éparpillé, sans qu'ils donnent de raisons bien probantes à ce sujet. Qu'elle est au milieu de ces appréciations diverses, celle qui a le plus de chance de nous mettre sur la voie de la vérité?

Ne point porter grande attention aux caractères biologiques d'un végétal pris comme terme de comparaison, surtout quand l'assimilation, avec le fossile n'est qu'approchée, est un non-sens, car s'est vouloir prêter aux végétaux tertiaires (les végétaux crétacés ayant du vivre selon toute apparence sous un climat beaucoup plus égal) un mode de vie différent de ceux de la nature actuelle, ce qui est sortir du domaine des faits observés. Procéder à la manière d'Ettingshausen est introduire dans la science un esprit d'à priori nuisible aux conclusions; il est certain que beaucoup de ses déterminations ont été reconnues fausses ou du moins susceptibles d'une interprétation plus rationnelle. La méthode suivie par Schenk est certainement celle qui conduit aux meilleurs résultats, mais il semble qu'elle recevrait son plein effet, si au lieu de lui subordonner les caractères foliaires, on la subordonnait au contraire aux caractères tirés de la nervation.

Supposons pour un instant que nous ayons déterminé un organe fossile, et qu'après avoir examiné attentivement la série aussi complète que possible des formes actuelles, et subordonné les caractères morphologiques aux caractères physionomiques, nous nous trouvions en présence de deux termes vivants qu'on puisse avec autant de raison comparer au fossile. Le premier habite par exemple la partie sèche de l'Australie ou du Cap, ou bien encore c'est un représentant de la flore chaude brésilienne, l'autre habite une aire disjointe dans le domaine forestier de l'hémisphère nord; quel est celui que nous devons rationnellement choisir, car nous devons établir notre détermination sur un raisonnement critique et non sur un sentiment. Tout doit dès lors dépendre de l'ambiance dans laquelle a dû vivre le végétal fossile, ambiance déterminée par les autres espèces composant la flore dont on fait l'étude, et qui n'ont donné lieu à aucune difficulté particulière de détermination.

Si l'on ne peut tracer à priori une limite septentrionale à une plante tropicale pendant les temps géologiques, il est tout à fait rationnel d'admettre, que pendant l'époque tertiaire, et surtout vers la fin, une plante des pays froids n'a pu vivre au milieu d'une végétation nettement tropicale, et inversement qu'il est inadmissible de

penser qu'une plante franchement tropicale ait pu vivre isolée au sein d'une végétation manifestement froide. Ces principes posés il est évident que nous devons choisir le terme de comparaison le plus en rapport avec la physionomie de l'ensemble: *si toutefois les autres caractères ne nous permettent pas d'établir de distinction.*

Bien que nous ne pensions pas qu'on doive refuser d'admettre sans raisons la présence de plantes franchement tropicales ou australiennes à côté des *Sequoia*, *Taxodium*, *Liriodendron*, *Acer*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus* tempérés etc. il nous semble difficile de les accepter sur les seules figures données par la plupart des auteurs partisans de ces idées et en nous référant aux caractères minimes sur lesquels ils ont établi leurs assertions.

Malgré tout, et cela s'applique surtout aux végétaux du début du tertiaire, bien que beaucoup de types trouvent leur place marquée dans la classification, grâce à cette accumulation de caractères, celle-ci pour certains ne saurait être définitive, soit que les matériaux consultés ne nous aient pas livré l'identification absolue des formes, de plus en plus nombreuses au fur et à mesure de l'extension des Sciences botaniques, soit parceque nous nous trouvons en présence d'une forme disparaissant peu à peu devant l'envahissement des espèces actuelles, soit encore parceque nous avons affaire à une variation anormale d'un type.

Nous n'avons pas en effet envisagé encore les variations individuelles, ceci ne pouvait entrer dans l'exposé des caractères, puisque les variations viennent troubler la stabilité des faits.

Un grand nombre de plantes présentent des variations considérables, mais toujours les mêmes: les états juvéniles et adultes des *Eucalyptus* et du *Juglans regia*, les feuilles dentées et entières des *Ilex*, les feuilles simples et composées des *Pistacia*, les organes découpés des *Morus* et du *Ficus carica* etc. etc. sont bien connus de tous les botanistes et cela ne doit point être considéré comme une cause d'erreur, c'est un même type possédant deux formes, ce n'est somme toute qu'une complication. Une cause d'erreur plus grande, ce sont les variations morphologiques *indéfinies*, celles-ci ne peuvent trouver qu'une contre-partie efficace dans l'étude des formes en série, étude qu'on doit s'efforcer de rendre la plus complète possible, et à ce titre les travaux de MMrs. Fliche, Bommer et Deane, sur les chances d'erreur en paléontologie végétale, sont d'une grande utilité, et l'on désirerait les voir entreprendre sur une très vaste échelle. Des comparaisons minutieuses de formes, ont été entreprises comme nous le verrons plus loin, pour certains genres: les *Liriodendron* — *Platanus* — *Sassafras* — *Aralia* etc.

Restent les variations tératologiques, celles-ci sont trop peu généralisées d'ordinaire, pour qu'il faille y attacher une grande atten-

tion, on découvre aisément dans une feuille l'accumulation de caractères étranges, qui indiquent une monstruosité. Une telle empreinte doit être décrite en indiquant qu'on ne peut fonder sur elle aucune détermination certaine.

Pour nous résumer nous dirons, qu'il faut commencer par chercher dans une feuille, les caractères qui nous permettent de reconnaître son exacte attribution à telle ou telle forme, rechercher qu'elles sont les variations susceptibles d'être présentées par la plante vivante suivant l'individu ou le milieu, et enfin examiner dans les flores fossiles, si les espèces nommées sont comprises dans le cycle des variations observées, ou si vraiment le type décrit constitue une entité *paléontologique* nouvelle.

En terminant ce chapitre sur la méthode, nous devons attirer l'attention sur une manière de procéder qui n'est généralement pas suivie, et pourtant présente de grands avantages; c'est la reproduction des termes de comparaison placés en regard du terme fossile. Les auteurs anciens Unger, Massalongo l'ont rarement employée; Saporta l'a généralisée, Ettingshausen l'a répandue à profusion sans toutefois critiquer les raisons qu'il avait d'opérer tel ou tel rapprochement.

L'affirmation sans preuves doit être bien éclatante pour être admise par tous, et la représentation des termes de la nature vivante, inaugurée par nos maîtres, aurait dû, semble-t-il, trouver un plus large écho dans les travaux de paléontologie qui ont suivi.

Quand on aura établi sa détermination sur les bases d'une critique aussi rationnelle qu'impartiale, on est bien obligé d'admettre que si l'erreur se glisse dans la paléontologie végétale, cela tient à la pénurie de documents que l'on possède, mais on aura au moins tiré de ceux qui sont mis à notre disposition, le maximum de certitude qu'on peut exiger d'eux.

Quand on examine les différentes flores fossiles décrites récemment par la plupart des auteurs du nouveau et de l'ancien monde, on est frappé de la manière dont sont établies les conclusions générales. Celles-ci en effet reposent sur la totalité de la flore décrite, accordant une égale importance à tous les échantillons. Une telle manière de procéder est certainement défectueuse, toutes les déterminations étant loin de présenter le même degré de certitude. Il est excellent qu'un auteur soit intimement persuadé que son appréciation est la vraie, il n'est pas de bon travail sans cela, c'est de la probité scientifique, pourtant devant le nombre considérable d'échantillons défectueux la réserve est sage et prudente, et les nombres établis en faisant figurer des champignons, des monocotylédones douteuses et des dicotylédones susceptibles d'autres interprétations ne sont pas faits pour donner beaucoup de poids aux conclusions philosophiques qu'on appuie

sur eux. Il semble donc qu'avant de dénombrer les espèces d'une flore et établir les conclusions, il faudrait procéder à un classement méthodique.

Le classement pourrait semble-t-il être fait sur les bases suivantes: bien qu'on puisse y apporter quantités de modifications accessoires.

On placerait d'abord les fleurs, quand celles-ci sont suffisamment bien conservées pour donner lieu à une détermination absolument impeccable (ce qui n'est pas toujours le cas étant donné leur conservation défectueuse), viennent ensuite les fruits susceptibles eux aussi d'une détermination exacte quand ils sont bien conservés, ou quand ils présentent une forme caractéristique. Les feuilles qui sont les organes les plus répandus pourraient se diviser en 4 groupes ayant chacun une valeur bien différente:

- 1^o feuilles en série, ou ayant une forme tout à fait typique,
- 2^o feuilles bien conservées mais isolées,
- 3^o feuilles incomplètes pouvant être reconstituées,
- 4^o feuilles fragmentaires.

On peut considérer la première catégorie comme ayant un grand degré de certitude de l'avis même des auteurs les plus difficiles à admettre les déterminations paléontologiques. On peut en effet retrouver dans une série les différentes formes, qui caractérisent tel genre actuel, et les feuilles qui présentent un facies typique ne peuvent guère nous tromper sur leur véritable signification.

On doit attacher un peu moins de confiance aux déterminations effectuées sur les feuilles isolées, ou ne possédant pas de forme bien tranchée, leur critique peut donner lieu à des interprétations diverses.

On ne doit prêter qu'une faible valeur à la troisième catégorie, et ne considérer que comme de simples documents les feuilles de la quatrième, ce sont des échantillons susceptibles de recevoir plus tard par suite de nouvelles découvertes une interprétation rationnelle, mais n'ayant momentanément qu'une valeur à peu près nulle.

Les données anatomiques viennent encore fournir des renseignements précieux, qui s'ajoutent à ceux tirés de la morphologie.

Dans tous les pays on s'est livré avec succès à ce genre d'investigation, malgré tout l'incertain qu'il comporte, il vient ajouter une preuve nouvelle à la détermination morphologique et peut dans beaucoup de cas particuliers établir à lui seul des rapprochements d'un grand intérêt. Les recherches de MMrs. Noé von Archenegg, Penhallow, Fliche etc. etc. confirment d'une manière éclatante cette manière de voir.

Enfin comme question se rapportant indirectement à la méthode, il faut dire quelques mots au sujet de la nomenclature.

Quelques auteurs ont été partisans de nommer les espèces fossiles par le nom du genre actuel en le faisant suivre de la terminaison *phyllum*. Il y a là une question de minime valeur, car l'on sait bien ce que c'est qu'une espèce paléontologique, qu'elle ne peut être l'équivalent des espèces actuelles puisqu'elle ne repose pas sur les mêmes bases, et que d'autre part on a toujours soin, quand une feuille fossile ressemble à s'y méprendre à une espèce actuelle, et qu'on lui donne alors la même nom, de le faire suivre du terme de *fossilis*, *pliocenicum*, *miocenicum* etc. C'est là simplement une question de termes à employer, qui ne peut en aucun cas créer de confusion regrettable.

Une autre habitude qu'il serait peut-être bon de bannir de la nomenclature paléobotanique, est celle qui consiste à employer comme nom spécifique, le nom générique d'un autre végétal en le faisant suivre du terme *folia* ou *folius*, par exemple: *Dryandra comptoniaefolia*. On comprend que lorsqu'il s'agit de botanique actuelle, qui base ses genres sur la constitution florale on puisse quand on a affaire à un nouveau type lui appliquer en guise de dénomination spécifique le nom d'un autre genre en le faisant suivre de l'épithète *folia* puisque les deux organes végétatifs se ressemblent. Si on lit par exemple *Cocculus laurifolius* cela éveille dans l'esprit quelque chose qui est vraiment comme genre floral un *Cocculus* et qui porte un feuillage *lauriforme*, mais tel n'est pas le cas de la botanique fossile qui a presque uniquement des feuilles à sa disposition. On ne peut dire *Dryandra comptoniaefolia* puisque cela signifie une plante à feuillage de *Comptonia*, or comme nous n'avons que des feuilles, si ces feuilles sont celles d'un *Comptonia* on ne peut point dire que c'est un *Dryandra*. Une telle manière de procéder sans critique ne peut que fausser les idées sans apporter un contingent sérieux et nouveau aux faits observés.

Si nous synthétisons tout ce que nous venons de résumer dans ce chapitre, nous concluerons en disant:

- 1° Qu'on ne peut admettre comme cause *effective* d'erreur la présence de nervations similaires dans des familles ou genres différents, pas plus qu'on peut espérer trouver une formule de nervation pour des groupements effectués à l'aide des organes de la reproduction.
- 2° Qu'il faut grouper les formes similaires et chercher dans leur analyse des caractères suffisants de séparation.
- 3° Que les types absolument identiques dans des familles et genres différents sont extrêmement rares et même ne se rencontrent pas si l'on fait intervenir la dispersion géographique, chose toujours légitime quand il s'agit d'un groupement un peu considérable.

- 4° Que l'étude seule de l'aspect général est totalement insuffisante dans le classement des formes et qu'il faut faire intervenir l'étude des caractères les plus intimes et les subordonner à la physionomie de l'ensemble.
- 5° Enfin qu'il est bon de multiplier autant que faire se peut les figures des termes de comparaison, et que tout en employant dans la nomenclature les mêmes termes génériques que dans la botanique actuelle il faut renoncer aux appellations spécifiques tirées de la ressemblance du feuillage entre deux végétaux.

Il ne faut pourtant point se dissimuler les difficultés, nous pensons qu'une méthode rationnelle, critique et basée sur la totalité des caractères que l'on peut observer, est la seule manière de faire progresser la paléobotanique dans la voie de la vérité, mais il ne faut jamais perdre de vue que l'on ne doit pas espérer, même avec toutes ces précautions accumulées, parvenir à déterminer exactement toutes les feuilles fossiles.

Un certain nombre de plantes comme : *Lygodium*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Glyptostrobus*, *Cinnamomum*, *Sassafras*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Acer*, *Fagus*, *Nymphaea* etc. présentent des feuilles qui au point de vue générique sont très semblables à celles des espèces actuelles et l'on est obligé de reconnaître dans ce cas que les variations dans le temps ont été bien faibles chez certains types, mais beaucoup d'empreintes nous ont laissé une terrible énigme à déchiffrer en nous livrant des vestiges d'organes adaptés à des conditions si spéciales, qu'ils peuvent bien n'être que l'expression des milieux divers dans lesquels ils ont vécu. Nous ne pouvons alors espérer dans ce cas comme dans celui des formes tératologiques avoir jamais sur ces restes de données positives et ils demeureront, des siècles passés comme des hiéroglyphes peut-être à jamais indéchiffrables.

III. Les Faits.

Les nombreux documents que nous ont fournis les recherches de ces dernières années et auxquels ont été appliquées les différentes méthodes que nous avons exposées dans le chapitre précédent, ont donné lieu à un certain nombre de faits précis qui vont faire maintenant l'objet de notre étude. Nous nous contenterons pour le moment de les enregistrer, laissant aux conclusions finales le soin d'en déduire les conséquences philosophiques qui paraissent ressortir de leur examen attentif et de leur critique rationnelle.

La limite de l'apparition des angiospermes s'est successivement abaissée, et dans ces dernières années on les a découverts tout à fait au début du Crétacé; d'abord timidement puis avec une diversification qui en impose et qui ne laisse pas que d'être encore bien mystérieuse. D'après les dernières trouvailles de Saporta et de Mr. de Lima en Portugal, MMrs. Ward et Fontaine aux Etats Unis, l'on sait maintenant que le Crétacé tout à fait inférieur, même peut-être les couches les plus supérieures du Jurassique (si la base du „Potomac formation“ appartient bien à cette période) ont vu l'éclosion des *dicotylédones* et des *monocotylédones*. Les dernières en effet ne se montrent pour le moment du moins ni plus précoces, ni plus attardées que leur grande sœur, car l'on sait, que l'on a fait table rase des prétendues monocotylées plus anciennes, qui n'étaient que des fragments incomplets sans valeur et ne résistant pas à la critique. Chose curieuse, que l'on s'adresse au Portugal ou à l'Amérique, régions où les plus anciennes dicotylées en contact même avec le sommet de la flore Jurassique ont été rencontrées, on trouve au début des types mal définis, leurs caractères sont „archaïques“ disent les auteurs. Or Schenk ne reconnaît pas ce caractère comme valable en tant que détermination précise, ce sont, dit-il, des types incomplets ou mal étudiés; d'autre part plusieurs et notamment les *Protorhipis* qui avaient été regardés comme des dicotylées primitives prenant leur racine dans le Lias ne peuvent être considérés comme tels, et doivent prendre place à côté des fougères du type de *Platyserium*.

D'autre part on ne peut pour le moment, étant donné la conservation des Dicotylées prototypiques, affirmer qu'elles se rapprochent plutôt d'un groupe que d'un autre, on ne peut pas non plus dire que ce sont des types synthétiques comme l'avait avancé Mr. Fontaine. On peut seulement dire d'eux que ce sont des ébauches non trompeuses de dicotylées sans même pouvoir affirmer qu'elles en soient au sens que l'on attache aujourd'hui à ce mot. Après les récentes découvertes faites au sujet des fougères houillères, qui pendant longtemps admises sans conteste dans cet embranchement viennent de livrer avec leurs organes de reproduction la signification de leur véritable nature, on ne saurait être assez réservé au sujet des organes ambigus qui se sont développés au début même de l'apparition de l'embranchement qui devait ensuite peupler la surface du globe. Les seuls organes foliaires que l'on possède de ces temps reculés ne peuvent donc d'une manière effective nous renseigner sur les affinités botaniques réelles de ces types. Tout ce que les faits nous révèlent jusqu'à présent, c'est qu'à partir du néocomien il apparaît des végétaux à feuilles de dicotylées au milieu de l'ancienne végétation gymnospermique et que depuis ce moment, très rapidement, ils prennent un développement considérable et ont fourni des types qui par leur forme peuvent être

assimilés aux types vivants actuellement sous les tropiques. Comme d'après les découvertes récentes, les *Protorhipis* sont devenues des fougères affines avec les *Dipteris*, „les dicotylédones de l'infracrétacé, dit Mr. Zeiller, demeurent bien positivement les plus anciens représentants fossiles de cette classe; et le fait qu'en Portugal on n'observe aucune trace de leur présence dans les couches jurassiques les plus élevées; dans la région même où s'en montrent un peu plus haut des débris nettement reconnaissables, ne permet guère de penser, qu'on vienne plus tard à rencontrer sur d'autres points des dicotylédones dans les formations plus anciennes“.

D'après les dernières découvertes il est remarquable de noter que cette apparition des dicotylées s'est faite sur une grande surface et non sur des points très localisés, Mr. Fliche vient de décrire un bois à structure de Laurier (*Laurinoxylon*) trouvé dans l'Albien de Madagascar.

Une fois apparues ces plantes, comme l'attestent les nombreuses flores publiées, ont revêtu très rapidement une forme tout à fait typique analogue à celle de nos jours, et on les a trouvées à profusion. Il est incontestable que nous ne pouvons dans ce travail indiquer toutes les nouveautés qui ont paru dans ces derniers temps, d'abord parce que n'ayant à notre disposition que des figures, le jugement qu'on peut porter sur elles est naturellement sujet à caution, et que nous ne pouvons discuter les déterminations qui émanent d'auteurs des plus compétents; en second lieu, la place dont nous disposons ne le permet pas. Nous nous contenterons d'examiner pour les principales familles, les faits d'ordre général qui nous paraissent intéressants à signaler ici en prenant pour base de classification l'ordre admis par Schenk dans son traité de paléontologie.

D'une manière générale on peut affirmer que par suite de la méthode appliquée par certains auteurs surtout en Amérique, méthode qui consiste à comparer seulement les flores fossiles entre elles, les véritables nouveautés sont relativement rares; par suite des déterminations admises sans discussion, les espèces nouvelles qui ont été proposées l'ont été souvent sur des échantillons médiocres, la plupart du temps sans examen approfondi; il en résulte que nous n'aurons pas à nous étendre très longuement sur ce chapitre puisque comme nous l'avons dit nous ne pouvons nous poser ici en juge arbitre, nous devons enregistrer seulement les faits réellement acquis à la science et reposant sur les bases certaines d'une critique raisonnée.

Nous n'aurons que fort peu de chose à mentionner en ce qui concerne les cryptogames et les gymnospermes, dont notre étude est restreinte aux seuls temps tertiaires. A cette époque, le flot toujours montant de la grande classe des angiospermes, envahit la surface du globe forçant les autres groupes à disparaître. Les quelques épaves

des temps passés n'ont pu résister devant l'envahisseur, qu'en lui opposant la masse des groupements à défaut de la variété et de la souplesse.

A peu près tous les types tertiaires possèdent des représentants à l'époque actuelle et il n'y a qu'à noter une différence dans la répartition.

Les fougères ne présentent aucune particularité digne d'être signalée, qui ne soit déjà consignée dans le travail de Schenk, certainement de nouvelles espèces fossiles ont été nommées, des formes nouvelles ont été décrites, mais toutes se rattachent aux mêmes types et la plupart du temps un changement minime dans les frondes stériles a motivé une dénomination nouvelle qui a un intérêt purement local.

Les fougères diminuent de plus en plus dans nos régions tempérées et leur nombre autant que leurs variétés tendent à devenir de jour en jour plus insignifiant.

Les conifères qui ont mieux résisté dans la région moyenne de l'hémisphère septentrional peuvent se diviser en trois groupes au point de vue qui nous occupe: *les attardés, les émigrés, les possesseurs du sol.*

Au sujet des premiers (Cycadées, Salisburiées) on n'a rien indiqué de saillant.

Les seconds sont représentés par les types de l'Amérique et de l'Extrême-Orient, qui sont restés pendant tout le tertiaire sur notre sol et ne l'ont abandonné que récemment. Tous ces types *Doliotrobus, Glyptostrobus, Sequoia, Taxodium, Cryptomeria, Callitris, Libocedrus, Thuya, Chamaecyparis* etc., ont été cités par Schenk, qui en indique la répartition, on a trouvé quelques points qui joignent leur aire tertiaire comme par exemple le *Glyptostrobus* que Mr. Engelhardt cite en Bosnie, et qui devait pendant le tertiaire s'associer aux forêts qui entouraient d'une ceinture tout l'hémisphère nord.

La troisième catégorie (les possesseurs du sol) comprend les *Cupressus, Pinus, Abies, Larix* etc. Sauf quelques exceptions toute locales, on trouve ces diverses essences représentées par leurs principales sections dans tout le tertiaire. Les auteurs récents notamment Mr. Menzel qui a fait une étude des gymnospermes de l'aquitainien, reconnaît qu'on peut dès cette époque les rapporter aux sections existant encore à l'heure actuelle. Seule leur répartition est différente, suivant en cela le sort des angiospermes.

Un grand nombre de bois de conifères ont été étudiés. Excessivement intéressantes dans leurs détails ces études n'ont rien ajouté à ce que l'on savait déjà de la présence de ces genres à la surface du globe, mais elles ont apporté un contingent de faits nouveaux et importants en ce qui touche aux connaissances anatomiques des plantes tertiaires.

En un mot les gymnospermes s'éteignent, l'étude de certains types a été poussée à fond, des formes nouvelles basées sur des cônes ont été reconnues, mais aucun fait d'ordre général à notre connaissance ne peut prendre place dans une étude synthétique comme celle que nous présentons ici.

En ce qui concerne les Dicotylédones et les Monocotylédones qui se multiplient à l'infini, certains faits nouveaux sont venus compléter ceux qui avaient été jadis enrégistrés par Schenk.

Sans qu'on puisse affirmer que les Monocotylédones aient été absentes pendant le jurassique, on peut taxer de hasardeuses les opinions qui soutiennent leur présence avant le Crétacé, rien ne nous autorisant à les admettre.

Soit qu'on s'adresse aux rhizomes ou aux tiges, soit qu'on prenne pour base les feuilles plus ou moins rubanées garnies de nervures parallèles comme *Clathrophyllum*, *Poacites*, *Yuccites* on ne peut reconnaître à ces fossiles un certain degré de certitude si on les soumet, comme il faut toujours le faire, à la critique rationnelle. Les premiers, comme le fait remarquer Mr. Zeiller en parlant des *Dasyphyllum* de Mr. Nathorst, sont des fragments dont la conservation imparfaite autorise toutes les conjectures, quant aux feuilles leur attribution ne repose sur absolument rien de rationnel.

Au crétacé au contraire, nous assistons sans qu'on puisse vraiment en découvrir les origines à l'éclosion de formes vraiment typiques. Aux formes signalées par Schenk, il convient d'ajouter un *Smilax* signalé par Mr. Bayer dans la craie de Bohême. Les *Bambusa*, *Carex*, *Palmiers* ne font point de doute pendant cette période, Mr. Fliche signale dans le Cénomanien inférieur de l'Argone des noyaux de *Cocoinée* bien reconnaissables à leur coque munie de 3 trous, enfin nous mêmes avons signalé dans l'oligocène inférieur de Célas une fleur de *Vallisnerie* la première qu'on ait rencontrée et qui vient confirmer la détermination foliaire du *Vallisneria bromaeliaefolia* Sap. d'Aix-en-Provence.

Un genre qui a fait l'objet d'études très approfondies de la part de Saporta et de Mr. Schumann est le genre *Rhizocaulon* cette curieuse monocotylédone que le premier de ces auteurs rapportait aux Restiacées ou aux Cypéracées a fait l'objet en 1893 d'une étude très approfondie basée sur une méthode presque impeccable due à Mr. Schumann. Cet auteur, en comparant l'anatomie des différents organes à celle d'un grand nombre de plantes actuelles, a été amené à conclure que l'on a réuni sous cette dénomination un assez grand nombre de fossiles hétérogènes et que le seul qui puisse être conservé est le *Rhizocaulon Brongniarti* Sap. Il le range au point de vue des caractères anatomiques parmi les Cypéracées.

Le plus grand nombre des fossiles du crétacé supérieur et du tertiaire appartiennent aux Dicotylédones. Depuis le cénomanien ils

tiennent la première place. Nous avons vu, quand nous avons parlé des méthodes, qu'un grand nombre de feuilles ont été décrites trop à la légère et sans tenir compte des principes fondamentaux et de la réserve que l'on doit toujours apporter en pareil cas; par conséquent ces déterminations sont fautives ou tout au moins pèchent par leur base et ne peuvent se soutenir.

Les Amentacées paraissent toujours être les plus nombreuses au début sans qu'on puisse affirmer qu'elles aient été vraiment les premières.

Parmi elles il faut faire une place spéciale au genre *Fagus*. Ce genre indiscutable, même si on ne fait mention que des feuilles, est aussi très connu par ses fruits et par ses graines.

Ils appartiennent comme on le sait à deux sections, les *Eufagus* qui sont de l'hémisphère nord et font partie du cortège des amentacées de nos régions tempérées et tempérées-froides et les *Nothofagus* qui sont propres à l'extrémité de l'Amérique du Sud. Or les découvertes paléontologiques ont prouvé l'existence des *Eufagus* à la Terre de feu. Les *Nothofagus* y sont en plus grande abondance, mais des formes de passage établissent un lien avec leurs congénères de l'hémisphère nord, nous essayerons dans le chapitre „Les résultats“ de dégager de ces faits les conclusions qu'elles comportent.

Au point de vue du grand groupe *Quercus*, les nouvelles découvertes ne nous apportent qu'un contingent très restreint de faits nouveaux. On ne peut faire entrer en ligne de compte le nombre considérable d'espèces qu'on a nommées, mais le fait se confirme que tandis que *Cerris* et *Ilex* sont les formes les plus précoces, *Robur*, *Toza* et *Infectoria* demeurent toujours tardifs dans leur apparition. D'après les découvertes d'Ettingshausen en Tasmanie les *Robur* avec *Q. Parkeri* accompagnaient les *Sequoia* dans les flores de l'hémisphère austral pendant le tertiaire.

Les *Juglandées*, qui sont une des familles les mieux déterminées à l'état fossile sont toujours représentées par des feuilles pendant le Crétacé et par des fruits durant le Tertiaire.

Les *Populus* et les *Salix* ont une origine très ancienne et ont été rencontrés dans presque toutes les flores, mais peu de documents sont venus modifier ce qu'on savait déjà d'eux. Ce sont toujours les types chauds et étrangers à l'Europe qui se présentent les premiers.

La famille des *Pipéracées* avait été déjà signalée par Heer dans les formations géologiques des Iles de la Sonde; c'est également dans les régions tropicales que Mr. Engelhardt l'a encore signalée. Les *piper* paraissent donc n'avoir jamais abandonné les régions les plus chaudes de la terre.

Les *Casuarinées* sont des végétaux australiens et des tropiques de l'Insulinde. Ils sont représentés non seulement dans le tertiaire de

l'Australie, mais encore par des échantillons parfaitement conservés dans la formation de Potomac ce qui prouve leur plus grande dispersion pendant le crétacé.

Il n'y a rien de bien particulier à dire au sujet du groupe des *Ulmacées*. Quant aux *Ficus* le nombre des feuilles, qu'on leur a rapportées, est innombrable et probablement les déterminations sont fautives pour beaucoup. Nous avons décrit du gisement de Célas des feuilles de *Ficus* qui appartiennent certainement à ce genre par leurs caractères morphologiques, mais nous pensons que des documents plus nombreux pourraient venir modifier le groupement proposé et nécessiter une réduction dans leur nombre. Schenk n'admet pas les déterminations foliaires des *Ficus*, en tous cas quelques fruits semblent nommés avec certitude et l'on peut avec raison rapporter à ce groupe ceux que Mr. Hollick décrit dans le „Dakota group“ du Kansas.

Des *Artocarpées* on possédait seulement la fleur mâle de *Forskohleanthemum* de l'ambre du Samland; or Mr. Nathorst a décrit en 1890 un fragment d'inflorescence bien reconnaissable provenant du Cénomanién de l'Île Disco (Groënland). Les différentes découvertes et l'étude des organes fructificateurs viennent ajouter un certain poids aux déterminations basées uniquement sur des feuilles dont *beaucoup* à notre avis sont légitimes et attestent la présence de ce groupe chaud dans nos régions.

Nous avons rapporté aux *Nyctaginées*, en le comparant au genre *Abronia* localisé dans les montagnes Rocheuses de l'Amérique du nord, l'ancien *Ulmus Bronnii* d'Unger (*Zygophyllum Bronnii* de Saprota). Les fruits fossiles et récents se ressemblent en tous points, alors qu'ils s'écartent par certains caractères de la nervation des *Zygophyllum* et notamment du *Repæra fabagifolia* australien auquel Saprota les rapportait. Ces *différences morphologiques jointes à la dispersion géographique* nous avaient fait douter de la légitimité de la détermination de Saprota, et de fait le terme que nous avons proposé et longuement motivé dans notre flore du Cantal, paraît donner pleine satisfaction, et à la *morphologie*, et à la *dispersion géographique*.

Les *Lauracées* dont Mr. Fliche signale le premier type en France dans le Cénomanién de l'Argonne, viennent également de fournir à cet auteur un bois fossile trouvé à Madagascar dans l'étage albien. Non seulement l'ancienneté de cette famille se confirme, mais encore son énorme dispersion géographique à travers les âges.

Le genre *Liriodendron* a donné lieu à des monographies extrêmement approfondies, très sérieuses et excessivement fructueuses. Apparu de très bonne heure, il persiste jusqu'au Pliocène, mais un grand nombre d'espèces et notamment celles du crétacé ont donné lieu aux interprétations les plus diverses. Mr. Noé von Archenegg et Mr. Holm

ont donné une excellente révision du genre et des formes foliaires. Mr. Bayer en étudiant les couches cénomaniennes de Bohême a donné une excellente étude critique du *Liriodendron simplex* Newb. et après une comparaison attentive avec différents genres de la nature vivante, il en fait une *Bignoniacée* en le nommant *Bignonia pulcherrima*, d'autres auteurs l'interpréteraient plus volontiers comme une Légumineuse et il est de fait que la morphologie de la nervation semble bien indiquer une plante apparentée de très près à cette famille. Bien que sa place systématique ne semble pas fixée d'une manière définitive, les études critiques auxquelles cette plante a donné lieu indiquent d'une manière certaine qu'on n'a pas affaire à un *Liriodendron*.

Les *Magnolias* sont également représentés depuis fort longtemps, par des feuilles dans le Crétacé et le Tertiaire, et par des fruits ou des axes floraux non douteux dans le dernier. Schenk ne mentionne pas le *Magnolia Fasseuri* Marion, des tufs pliocènes de St Marcel près Marseille qui est représenté par un axe floral dont le moule en plâtre est d'une conservation absolument irréprochable. Le type de cette espèce se trouve au Musée d'histoire naturelle de Marseille. A l'autre bout de série géologique il faut citer un pétale que Mr. Hollick signale dans le „Dakota group“ du Kansas et qui pourrait bien appartenir à ce genre. Malgré tout, cette détermination demeure encore un peu douteuse.

Dans la famille des *Nymphaeacées*, les nouvelles découvertes ont permis de classer d'une manière plus rationnelle les graines que Caspary avait nommées *Holopteura* et qui ne sont autres que celles du *Brasenia purpurea*. Le genre représenté déjà dans le Crétacé supérieur du Canada où il est signalé par Mr. Dawson, poursuit sa marche à travers les âges jusqu'à l'époque actuelle.

Le grand groupe des *Acer* a été l'objet dans ces derniers temps d'une monographie extrêmement documentée et que l'on doit à Mr. Pax. Les espèces fossiles y sont soumises, à la critique rationnelle et divisées en groupes correspondant aux groupes actuels. C'est une synthèse excellente et il serait à souhaiter que beaucoup fussent entreprises dans ce sens. Le genre remonte jusque dans le Crétacé moyen où il est représenté en Amérique par des samares.

Les *Malpighiacées* restent toujours douteuses, malgré quelques samares qui ont été rencontrées dans le tertiaire, notamment à Célas.

La famille des *Ampélidées* a donné lieu à des découvertes de feuilles et de bois.

Rien de nouveau n'est venu s'ajouter aux connotaissaux genres *Ilex*, *Berchemia*, *Paliurus*, *Zizyphus*, qui sont parmi les mieux déterminés au sein de la végétation tertiaire.

Le groupe des *Aralia* en y comprenant les *Devalquea* comme type satellite est un de ceux qui fut représenté dès le début de l'apparition

des dicotylédones et on le trouve aux Etats-Unis dans l'infracrétacé. Mr. Hollick a donné une bonne description de ses feuilles en les comparant et en fournissant les caractères qui les distinguent des Sassafras et des Platanes.

Schenk, dans son traité, s'étonne que le genre *Hydrangea* n'ait pas été signalé dans le tertiaire. Il cite les *H. Sagoriana* Ett. et *H. dubia* Ett. mais en achevant leur critique par cette phrase: La détermination de „l'*Hy. Sagoriana* pourrait n'être pas exacte“ plus loin il le place à côté de *Viburnum*. Mr. Knowlton a signalé en 1902 dans le Bassin de l'Oregon un *Hydrangea* qu'il rapporte au *Porana Bendieri* Lesq. Au sujet de ce dernier l'opinion de Schenk est diamétralement différente puisqu'il dit à propos de ce fossile: „Je considère le *Porana Bendieri* Lesq. comme une fleur gamopétale irrégulière appartenant au groupe des Labiatiflores peut être aux Bignoniacées.“ Les arguments de Mr. Knowlton n'indiquent pas avec assez de précision les différents caractères, et il ne semble pas malgré cette quantité de documents que la question ait fait un grand pas, chaque auteur se contentant d'émettre une affirmation qu'il faudra étayer sur une description minutieuse des termes de comparaison.

Le genre *Platanus* est un genre des mieux établis et des plus anciennement apparus, mais grâce à son polymorphisme on y a rattaché des groupes qui peut-être n'ont avec lui que les rapports les plus lointains; c'est ainsi que les *Credneria* qui sont probablement des feuilles appartenant à des groupes les plus hétérogènes sont rapportés en grande partie par plusieurs auteurs notamment par Mr. Ward au *Platanus*. Mr. Krasser a fait de même et a rattaché à ce genre des empreintes du crétacé de l'Europe moyenne ayant de grandes analogies avec celles que Mr. Hollick rapporte en Amérique au genre *Protophyllum*.

Il y a certainement là des confusions qui persisteront tant que les auteurs n'auront à leur disposition que des organes foliaires. Quand il s'agit de familles totalement disparues, il est en effet très difficile, si non impossible, sur la simple inspection des feuilles de les rapporter à un groupe de la nature actuelle.

Avec les Myrtacées du genre *Eucalyptus*, *Myrcia*, *Eugenia*, *Leptospermum*, *Callistemon* et avec les feuilles des Protéacées nous touchons à l'un des points les plus douteux et les plus controversés, mais aussi les plus intéressants de la botanique fossile. Schenk admettait l'*Eucalyptus Geinitzii* dans le Crétacé et avec doute dans le tertiaire. Mr. Zeiller admet positivement ce genre dans l'Europe septentrionale et classe comme douteux les autres. Les faits observés par Mr. Engelhardt en ce qui concerne le gisement de Radoboj, sont extrêmement incertains et ne peuvent se soutenir (du moins par la seule inspection des figures) en ce qui concerne la flore de Bosnie.

Certains fruits du Crétacé semblent bien prouver l'existence de cette espèce dans l'hémisphère nord, mais nous ne pouvons admettre avec Mr. Peola le fait, qu'il avance dans sa flore de Bra et dans la flore du Piémont à savoir: que les *Eucalyptus* et les *Banksia* aient végété en Italie pendant le Pliocène. Les comparaisons entre les fossiles et les plantes vivantes devraient du moins être établies sur des bases extrêmement solides, or on sait que bon nombre de déterminations de Massalongo ne reposent que sur un simple contour, absolument insuffisant pour établir une théorie aussi sujette à controverse.

La question des Protéacées en Europe fait l'objet de discussions sans nombre et l'on peut encore aujourd'hui répéter le fameux adage latin:

Grammatici certant et adhuc sub iudice lis est.

Il va sans dire que si jamais un argument péremptoire, un fait absolument précis qui ne soit susceptible d'aucune interprétation en sens contraire avait été découvert, la question eut été tranchée du même coup. Dire que la discussion n'est pas close, est affirmer aussi qu'aucun argument absolument probant n'a été trouvé.

On a cité du Crétacé de Bohême et du Crétacé moyen des Etats-Unis, un capitule de *Protea*, mais les fleurs n'ont pu être déterminées avec précision. En tout état de cause il est excessivement curieux de noter: le nombre considérable de feuilles ambiguës qui ont donné lieu aux interprétations les plus diverses, et l'absence presque totale de fruits et de graines, alors que ces organes sont, chez les Protéacées, parfaitement aptes à être fossilisés.

Les feuilles qui paraissent militer le plus en faveur de *Grevillea* en Europe pendant le Crétacé sont celles que Mr. Bayer a décrit dans le cénomanien de Bohême et Mr. Zeiller dans l'infra-crétacé de la région des Balkans. Ces empreintes ont absolument la morphologie des Protéacées, bien que certains détails ne puissent s'apercevoir; mais, est on vraiment en droit de conclure à l'assimilation avec cette famille, et ne doit on pas toujours avoir présent à l'esprit combien la morphologie externe et interne sont fonction du milieu. Il ne paraît pas qu'aucun fait saillant soit venu s'ajouter à ceux que l'on connaissait déjà.

La grande famille des *Rosacées* a fait l'objet de trouvailles nouvelles et intéressantes. Mr. Marty a découvert sur le niveau de Joursac en Auvergne (Miocène supérieur) une fleur d'une conservation fort bonne qu'il nomme *Palæocerasus*. Il faut aussi citer la flore à *Dryas octopetala* des différents gisements glaciaires du nord de l'Europe.

Les formes foliaires rapportées aux *Légumineuses* sont excessivement nombreuses et variées. La nervation est si mal représentée la plupart du temps dans les ouvrages de Paléobotanique, qu'il est difficile

de pouvoir affirmer en toute sécurité que les déterminations foliaires sont absolument certaines. Il en est de même des fruits pour lesquels on est obligé de se borner à un petit nombre de formes. Par suite de leur mode de conservation on ne peut la plupart du temps qu'examiner la forme extérieure, l'intérieur étant souvent inaccessible et le nombre des graines quelquefois fort difficile à apprécier. On sait du reste que ce nombre est excessivement variable. Il faut citer une travail de Mr. Hollick sur le genre *Mezoneuron*, qu'il révisé, épure, et auquel il ajoute une forme *M. Bridgetonense* représentée par des organes d'une merveilleuse conservation. Mr. Brabenec a signalé des gousses d'*Acacia* dans le tertiaire moyen de l'Europe centrale et nous même le genre *Parkinsonia* à Célas, mais ces différentes découvertes n'ajoutent que des points de détail à ce que l'on connaissait déjà.

La famille des *Clusiacées* est représentée par un de ses genres, le genre *Mammea* dans le Cénomanien de l'Argone, et signalé par Mr. Fliche.

Enfin dans le groupe des *Gamopétales*, dont les types ligneux sont représentés de très bonne heure pendant le tertiaire, rien de bien saillant n'a été indiqué; il faut faire toutefois mention d'une fleur de *Convolvulacée* signalée par Mr. Kirchner dans les formations du Green-River, malheureusement l'auteur lui-même ne semble pas très affirmatif au sujet de son attribution. Il est de fait que la figure qu'il en donne, tout en indiquant cette famille, n'est pas telle, qu'on puisse affirmer ce groupe à l'exclusion de tout autre. Il en est de même pour une *Onagrariée* du même gisement et qui serait pourtant plus probante. Les *Styrax*, *Fraxinus*, *Olea*, *Nerium*, *Porana*, *Catalpa*, *Viburnum*, *Sambucus* ont été signalés et longuement analysés par Schenk il n'y a rien à ajouter sinon des points de détail.

En ce qui concerne la répartition des genres dans l'espace et dans le temps, certains faits nouveaux sont venus préciser des points importants.

La découverte des premières dicotylées dans les couches du Potomac ont permis de paralléliser avec une certaine vraisemblance, dit Mr. Zeiller, auquel nous empruntons les données suivantes, les couches américaines avec celles du Portugal.

Flore la plus inf. du Portugal	Couches les plus inférieures de Po-
Urgonien de <i>Cercal</i>	tamac, dont les plus basses ne
Aptien d' <i>Almargens</i>	renferment qu'un nombre très
	restreint de dicotylédones.

Albien de *Buarcos* = Amboy-Clay,

Vraconien de *Nazareth* = La série de Long Island, Staten Island etc.

Que l'on s'adresse aux travaux de MMr. Ward, Fontaine, Hollick etc. sur le Crétacé des Etats-Unis, à ceux de Saporta et de

Mr. de Lima, sur le Portugal, de Mr. Fliche sur l'Argone, de MMr. Bayer et Krasser etc. sur celui du centre de l'Europe, aux travaux d'Ettingshausen sur l'Australie et de Mr. Yokoyama sur le crétacé du Japon, nous voyons que tous ces auteurs s'accordent à décrire des types qui sont très voisins de ceux des gisements similaires situés quelquefois à des distances considérables sur la surface du globe.

Dans le temps, on remarque une tendance des auteurs, qui ont analysé rigoureusement les faits, à rapprocher de plus en plus les types fossiles des formes vivantes en leur donnant des dénominations spéciales, il est vrai, mais en les plaçant tout à côté des formes vivantes.

Newberry cite, dès l'Eocène, parmi les genres *Corylus* et *Cabomba* des formes absolument assimilables aux espèces actuelles. Nous aurons l'occasion dans notre dernier chapitre de déduire les conséquences philosophiques de ces faits que nous ne faisons qu'enregistrer ici.

Enfin les données de géographie botanique et une compréhension plus exacte de la corrélation qui existe entre les différents gisements tertiaires ont fait un grand pas dans ces dernières années. Mr. Marty a montré pour la flore du Cantal qu'à l'encontre des idées admises par de Saporta pour Meximieux l'effet de l'altitude est telle pendant les temps tertiaires, que deux gisements situés à des hauteurs différentes et possédant des espèces analogues ne peuvent pas être du même âge. Mr. Krasan et Ettingshausen en Autriche, Mr. Flahault en France ont écrit sur la répartition géographique des groupes, en s'appuyant sur les documents fossiles, des livres d'une haute portée philosophique.

La répartition des végétaux pendant les temps tertiaires a une grande importance, entrevue depuis longtemps, il est bon que les paléobotanistes y portent grande attention, de façon à esquisser une géographie botanique de plus en plus conforme à la réalité des faits.

Pendant le Crétacé la végétation s'est montrée identique sur tout le globe du moins pour les gisements d'où on l'a exhumée. Le Tertiaire est une époque d'émigration. Par suite de causes dont le mystère n'est pas encore éclairci la température s'est abaissée à la surface de notre planète, les végétaux qui florissaient jadis sous nos latitudes ont émigré, et ceux qui, plus rustiques, se sont développés, ont envahi l'espace.

Cette émigration commencée à la fin des temps crétacés s'est accentuée pendant le tertiaire. Les faits que l'on connaît nous laissent à penser que l'on peut pour les temps géologiques, et à ce point de vue, considérer trois groupes de végétaux.

- 1° Ceux qui à l'heure actuelle occupent les régions tropicales et qui s'avancaient presque sous les latitudes de la Baltique et de l'Angleterre méridionale, et qui sont représentés par une fraction d'autant plus minime qu'on s'avance d'avantage vers la période glaciaire.
- 2° Ceux qui font partie de la grande bande forestière septentrionale qui couvrait d'une ceinture in-interrompue la surface de l'hémisphère nord, et qui se mêlant en proportion variable à l'élément demeuré indigène n'ont été anéanti que par l'époque glaciaire, et se sont maintenus à l'état d'ilots ou seulement en Amérique. Parmi eux il faut citer: *Sequoia*, *Taxodium*, *Carya*, *Abronia*, *Sassafras*, *Planera*, *Zelkovia*, *Platanus*, certains *Acer* etc.
- 3° Enfin les arbres de nos forêts qui ont apparu plus au nord, se sont mélangés aux types que nous venons de citer pour former la bande forestière boréale et qui tout d'abord mélangés à eux sont demeurés seuls, grâce peut-être à leur facilité à former des groupements compacts et à opposer ainsi aux envahisseurs une force impénétrable.

Tout ceci s'adresse à la végétation qui faisait l'ornement de nos contrées jusqu'à l'époque glaciaire. L'émigration des différents genres et familles peut se schématiser dans une série des tableaux. Il est bien entendu néanmoins qu'on ne saurait dans une telle étude mentionner tous les types. Nous avons choisis ceux qui rendent le mieux compte de ce balancement que l'on voit à l'heure actuelle dans diverses régions où deux ou plusieurs genres constituant une flore locale, luttent pour l'accaparement du sol sur une bande que Mr. Hollick nomme „*tension zone*“.

<i>Eocène.</i>	Types éteints.	Types tropicaux.	Types plus ou moins affines avec les espèces actuelles dont il représentent la souche.
	Dryophyllum	Lygodium	Quercus
	Mac-Clintockia	Aneimia	Alnus
	Dewalquea	Nipa	Betula
		Palmiers	Populus
		Artocarpées	Laurus
		Lauracées	Vitis
		Sterculiacées	Hedera
		Tiliacées	Viburnum
		Araliacées	
		Légumineuses	

Oligocène. Les types tropicaux se montrent clairsemés dans l'Europe centrale. Dernières Cycadées Européennes.

Types disparus montant jusqu'au miocène.

Doliosrobis
Rhizocaulon
Anectomeria

Végétaux de l'hémisphère boréal,
mais habitant des régions autres
que l'Europe :

Callitris	Cupulifères	Araliacées
Glyptostrobus	Lauracées	Ericacées
Taxodium	Nymphaeacées	Styracées
Sequoia	Anacardiacees	Oleacées
Palmiers	Sapindacées	Bignoniacées

Espèces ne s'étant pas déplacées ou n'ayant pas varié depuis :

Juglans, Alnus, Populus, Ostrya,
Salix, Ulmus, Rhamnus, Laurus,
Pistacia, Acer, Styrax, Olea,
Fraxinus.

Miocène. — L'élimination des types nettement tropicaux se fait graduelle et plus nette; développement graduel des formes à feuilles caduques et des formes qui peuplent de nos jours nos climats.

Apparition des *Quercus* Sect. Robur, Tozza, Infectoria. Les relations de la flore européenne, américaine et d'Extrême-Orient sont excessivement intimes. Cet état de choses se maintient pendant le Pliocène.

Pliocène. — Les formes tropicales ne sont plus représentées que par des types canariens. L'association des végétaux de nos contrées comprend des types *indigènes*, *asiatiques* et *américains*. Ce fait absolument certain a été confirmé par toutes les découvertes que l'on a faites autour de l'hémisphère nord.

Quand l'époque glaciaire arrive, un régime spécial s'établit. Les auteurs qui se sont occupés de la répartition de la végétation des tourbières en Scandinavie, en Finlande, dans l'Allemagne du Nord et au Canada ont noté une migration remarquable des végétaux, migration suivant pas à pas le régime des glaces. Les auteurs ont précisé certains points de détail, qui étaient inconnus et surtout, grâce aux études simultanées dans le nouveau et dans l'ancien monde on a pu établir des corrélations intéressantes.

Dans la Scandinavie, où d'importants travaux ont été effectués sur la flore quaternaire, les auteurs arrivent à des conclusions à peu près semblables en ce qui concerne la succession des flores. MMrs.

Blytt et Anderson ne sont point toutefois d'accord en ce qui concerne la succession des périodes sèches et humides.

On trouve en allant de bas en haut :

- 1° Argiles recouvertes par un dépôt morainique avec flore nettement arctique. *Dryas octopetala*, *Salix polaris*.
- 2° Flore des Bouleaux à laquelle correspond une flore aquatique à *Nymphaea alba* et qui diffère peu de ce que l'on voit à l'heure actuelle.
- 3° La Flore des Pins avec *Pinus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Rhamnus frangula*. Dans les couches supérieures on trouve *Tilia europaea*, *Ulmus montana*, *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana*, *Trapa natans*, le tout accusant une flore un peu plus chaude que celle qui occupe les mêmes latitudes à l'heure actuelle.
- 4° La Flore du Chêne, avec *Ilex aquifolium* montant jusqu'au 63° parallèle avec *Tilia grandifolia*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*.
- 5° La Flore du Hêtre, qui se substitue à celle du chêne.
- 6° La Flore de l'*Epicea*, qui est la flore actuelle.

Mr. Penhallow a étudié dans les Etats-Unis du nord et au Canada cette même flore glaciaire, et il constate par les caractères d'abord plus froids, puis plus méridionaux de la flore, que la calotte de glace a subi des fluctuations permettant aux végétaux de se remplacer mutuellement suivant la rigueur du climat.

Les découvertes récentes ne paraissent pas avoir modifié les données qu'avaient posées Heer et de Saporta au sujet de la température pendant les temps géologiques. Ces auteurs assignaient au climat :

Eocène	une	température	moyenne	de	25°
Miocène	„	„	„	„	20°—22°
Pliocène	„	„	„	„	17°—18°.

Nous avons indiqué dans notre travail sur le Cantal, combien pour le Miocène et le Pliocène surtout, ces chiffres nous paraissaient vagues et peu fondés, le jeu des saisons était établi, le relief largement esquissé, de hautes montagnes couvraient la surface du globe, rien donc n'est plus hasardeux, que de vouloir assigner une température à une période. Tout au plus pourrait on le tenter pour une flore locale, et ce ne sera que bien plus tard, quand on pourra réunir un certain nombre de documents (à supposer que tous soient établis sur des bases rationnelles), qu'on sera autorisé à émettre sur ce point une opinion sur une contrée.

Le mystère le plus profond plane sur les changements de température et sur la véritable cause qui a provoqué la distribution de la

végétation forestière. Nous ne saurions mieux faire que de reproduire les conclusions mêmes auxquelles est arrivé Mr. Zeiller après avoir discuté avec une précision qu'égale la clarté, les diverses *théories* qui ont été émises à ce sujet. „Il paraît impossible, dit cet auteur, d'admettre que le soleil dont l'évolution est nécessairement des plus lentes en raison même de sa masse, ait pu être à une époque relativement aussi rapprochée de la nôtre, soit qu'on la rapporte au Miocène ou à l'Eocène, tellement différent de ce qu'il était aujourd'hui.

Il semble donc en fin de compte qu'il faille s'en tenir uniquement comme explication de faits constatés, à l'élévation plus grande de la température moyenne annuelle, imputable peut-être à une épaisseur plus forte de l'atmosphère terrestre, et admettre qu'à des latitudes élevées les hivers étaient encore assez modérés et surtout les étés assez chauds pour permettre à la végétation arborescente de s'y maintenir ainsi qu'elle le fait d'ailleurs aujourd'hui dans le nord de la Sibérie.“

IV. Les Résultats.

Nous avons exposé dans le chapitre qui précède, les différents faits tels qu'ils se dégagent des nombreux travaux de paléontologie végétale parus dans ces dernières années. Il nous reste maintenant à examiner les résultats, qu'ils sont susceptibles de nous fournir tant au point de vue de la répartition et de l'extension des végétaux, qu'à celui de leur migration et de leur évolution.

En ce qui concerne l'apparition des différents types, les faits nouvellement enregistrés sont intéressants en ce qui touche aux monocotylédones. Il semble maintenant acquis jusqu'à découverte de documents absolument probants, que les monocotylédones antérieures au Crétacé sont basées seulement sur des échantillons incomplets, susceptibles d'une tout autre interprétation. Dès le Crétacé supérieur leurs fragments sont bien déterminables et montrent que les principales séries actuelles étaient déjà constituées, et qu'une fois apparues elles se montrent très rapidement avec les caractères qu'on leur connaît actuellement.

On n'est pas encore renseigné d'une manière bien nette sur l'apparition des gamopétales à la surface du globe, toutefois les faits observés jusqu'à présent prouvent leur grande ancienneté, puisque les *Nerium* et les *Viburnum* sont signalés déjà dans les couches crétacées. La plupart de leurs représentants ne sont pas parvenus jusqu'à nous. Est-ce parce qu'ils n'étaient pas représentés? Est-ce parce que leur nature n'a point été favorable à leur fossilisation?

Un fait certain c'est que sur *trente deux* familles d'apétales *vingt* renferment des types ligneux, parmi lesquels prennent place les principales essences forestières de la zone septentrionale, alors que sur *quarante* familles de gamopétales environ, énumérées dans les traités spéciaux, *dix* seulement ont la majorité de leurs espèces arborescentes, ou tout au moins ligneuses. Ces dernières sont précisément assez richement représentées pendant le Tertiaire et même pendant le Crétacé. Ce sont les *Ericacées* avec les *Andromeda*, les *Myrsinées*, les *Sapotacées*, les *Ebénacées* avec les *Diospyros*, les *Oleïnées* avec les *Fraxinus*, les *Apocynées* avec les *Nerium*, les *Bignoniacées*, les *Caprifoliacées* avec les *Viburnum* et les *Sambucus*. Jusqu'à ce que les faits viennent l'établir d'une manière irréfutable, il ne paraît pas qu'on puisse à présent se baser sur ceux que l'on connaît, pour établir une supériorité quelconque en se basant sur l'ordre d'apparition des végétaux à la surface du globe en ce qui concerne du moins les dicotylédones prises en particulier.

L'absence de certaines, ou l'abondance d'autres dans les couches géologiques paraît bien moins provenir de leur absence, ou de leur subordination, que de la nature même des restes que nous ont transmis les différentes formations.

L'apparition des groupes est rapide et soudain, et comme les points où on commence à les connaître sont actuellement répartis à peu près sur toute la surface du globe, puisqu'on en trouve au Portugal, dans le centre de l'Europe, en Amérique, à Madagascar et jusqu'en Australie, on ne peut affirmer, si leurs centres d'apparition sont multiples, ou, si étant unique, ils se sont répandus de proche en proche dans un laps de temps que nous ne pouvons pas plus apprécier que la longueur absolue d'une période géologique. Les faits semblent pourtant autoriser à penser, que partout où elles ont trouvé une occasion favorable, ces plantes ont apparu et cela presque simultanément avec une vigueur extraordinaire. Il ne faut pas oublier en effet, qu'elles avaient à lutter contre une végétation qui avait droit de cité, et que par conséquent leur migration lente, leur diffusion petit à petit à travers les masses forestières d'alors devaient présenter des difficultés qui n'auraient pas permis à des végétaux identiques de se montrer presque en même temps à une aussi grande distance.

La découverte de formes identiques sur le même horizon en Europe centrale et dans l'Amérique est un fait extrêmement digne de remarque, et la thèse que nous venons d'exposer se déduit tout naturellement des faits observés.

L'apparition simultanée de formes similaires, et leur présence sur toute la surface du globe, est le résultat le plus saillant que l'on puisse enregistrer pour la période Crétacé, les faits nouveaux ne font du reste que confirmer les données acquises déjà.

Tant que les découvertes ne se seront pas multipliées, tant que quantité de points de détails ne seront pas venus apporter leur contingent à l'ensemble, on ne pourra se rendre un compte exact de la distribution des végétaux sur toute la terre à ces époques lointaines, mais par ce que l'on sait déjà de la période Jurassique, et par suite des découvertes qui ont été faites au Pôle Sud on est autorisé à admettre que la végétation n'a pas dû éprouver grand changement du fait de la latitude.

On doit envisager l'ère tertiaire d'une tout autre manière. Pour celle-ci les découvertes sont nombreuses, les points examinés multiples, les observations considérables. Grâce aux données géologiques plus serrées et mieux étudiées, les vues déjà esquissées par les maîtres de la paléontologie ont pris corps dans cette dernière décade. La géographie botanique des temps tertiaires, c'est-à-dire la répartition des végétaux durant les temps géologiques, a pu reconstituer avec une plus grande exactitude les grandes étapes de la végétation dans le passé.

Par suite d'imperfections inhérentes aux documents que nous possédons, les grandes lignes apparaissent encore flottantes mais pourtant bien mieux arrêtées que jadis. Les points de détail se sont précisés.

Il serait bon qu'après chaque description de flore fossile, les auteurs indiquent la répartition probable des végétaux aux abords des anciens gisements. Tous ces travaux n'auront momentanément que peu de valeur, parcequ'ils sont isolés, mais à l'avenir appartiendra la tâche de faire ressortir de leur ensemble les déductions rationnelles qui s'en dégagent; les travaux actuels prépareront ainsi sûrement par des données précises les bases des synthèses futures.

Pendant le Crétacé, les types se correspondent dans l'ancien et dans le nouveau monde et s'ils ont reçu souvent des noms différents, rarement ils sont dissemblables, c'est ainsi que nous retrouvons identiques à eux mêmes le *Bignonia pulcherrima*, Bay. (*Liriodendron simplex*) plusieurs *Platanus*, *Protophyllum*, *Eucalyptus*, *Menispermites*, *Myrsine*, *Myrica*, *Nymphaea*, et la liste pourrait en être facilement allongée. Les dissemblances vraiment profondes s'établirent plus tard et chaque grande terre de l'hémisphère nord et de l'hémisphère sud, se revêtit de la végétation particulière à chacune d'elles. Grâce aux faits nouveaux, on peut se faire dès à présent une idée de la répartition des anciens végétaux à la surface du globe et surtout de leurs migrations, car depuis l'Eocène jusqu'à nos jours (et il est fort probable que cette migration a commencé dès le Crétacé supérieur) la ligne de séparation des grands domaines de végétation a subi une descente progressive des pôles vers les régions équatoriales.

En ce qui concerne les régions tropicales, les faits nouveaux viennent battre en brèche les théories d'Etttingshausen qui voulait

voir dans le monde entier une flore tertiaire, en aucun point, semblable à la flore actuelle, les nombreuses flores des régions tropicales que Mr. Engelhardt a décrites, les fruits que Mr. Warburg a signalés dans les îles de la Sonde, les plantes du Soudan nommées par Mr. Zeiller, tout prouve que ces flores se rapprochent sensiblement des types existants à l'heure actuelle dans la région. Ce sont si non les mêmes formes, du moins de très approchantes qui appartiennent aux familles autochtones.

De chaque côté de cette bande tropicale s'est développée une bande forestière qui a eu pendant le tertiaire (Eocène, Oligocène) une grande homogénéité; elle s'étendait sous nos latitudes jusque dans le sud de l'Angleterre et le nord de l'Allemagne. Cette bande était composée d'un certain nombre de végétaux qui appartiennent aujourd'hui aux régions subtropicales, d'autres aux régions tempérées. Les types australiens dans cette flore sont pour la plupart controuvés, mais il n'en est pas moins vrai qu'il est absolument acquis maintenant, que certains végétaux à aspect *proteiforme* se montrent chez nous au sein d'une végétation ayant revêtu un caractère nettement septentrional. Si d'autre part on regarde les flores qu'on a décrites de l'hémisphère sud, on ne peut douter que du sein d'une végétation dans laquelle beaucoup de types des antipodes sont représentés, on trouve des types *septentrionaux*.

Mr. Dusén, qui a décrit la flore tertiaire de Patagonie, cite, mêlés aux *Nothofagus* de la région, des feuilles d'*Eufagus* avec formes intermédiaires. De même des formes analogues à nos *Quercus* de la section *Robur* et des *Cinnamomum* sont signalés dans la flore tertiaire de l'Australie et de la Tasmanie par d'Ettingshausen sans que les figures données par cet auteur puissent laisser place au doute.

Les résultats, qui paraissent acquis, et que des découvertes nouvelles renforceront encore sans doute dans l'avenir, indiquent qu'à semblent l'uniformité de la période crétacée succède une période de différenciation végétale.

La bande forestière qui occupait de part et d'autre de l'équateur une largeur incomparablement plus grande qu'aujourd'hui s'est maintenue vers l'équateur identique à elle-même pendant toutes les périodes jusqu'à nos jours, ou du moins, ne subissant que des modifications dont il est bien difficile actuellement d'apprécier l'amplitude; cette bande avait au début dans ses régions extrêmes, au nord comme au sud de l'Equateur conservé en partie le caractère tropical (ce qui explique la présence de types tropicaux chez nous pendant l'Eocène et l'Oligocène), mais de bonne heure elle s'est différenciée suivant le climat et les provinces géographiques.

Elle a donc, avant de se disloquer et de revêtir les caractères actuels, conservé pendant un certain temps, *au nord des types du sud*

et au sud des types du nord, types qui ont péri presque tous dans l'hémisphère au milieu duquel ils étaient pour ainsi dire dépayés. Quelques uns bien rares, les *Fagus* par exemple ont laissé subsister dans l'Amérique du Sud, le type des *Nothofagus* qui s'était de bonne heure acclimaté et façonné aux conditions du milieu géographique de ce continent, tandis que les *Eufagus* persistaient dans l'hémisphère septentrional.

A l'extrême nord (les documents manquent pour l'extrême sud) croissait une végétation plus froide. Cette végétation s'est avancée à l'assaut de la végétation subtropicale au fur et à mesure du refroidissement progressif qui envahissait notre planète. Cette descente effectuée depuis l'Eocène jusqu'au Miocène supérieur a donné lieu pendant le Pliocène à une énorme bande forestière qui entourait l'hémisphère nord d'une ceinture continue et de composition homogène.

Les aires disjointes semblent inconnues à cette époque; à quelque pays qu'on s'adresse, Amérique, Europe, Asie, la composition des flores semble présenter à cette époque, pour une latitude semblable une homogénéité remarquable. Tous les auteurs sont unanimes à reconnaître dans la composition des différentes flores un mélange constant des types américains: *Sequoia*, *Taxodium*, *Sassafras*, *Liriodendron*, *Carya*, européens: *Quercus*, *Corylus*, *Ostrya*, *Alnus*, *Fagus*, *Betula*, asiatiques: *Glyptostrobus*, *Accr.* A partir de l'époque glaciaire, et après des vicissitudes qui ont suivi l'avance et le recul des glaces, la végétation actuelle, avec ses provinces délimitées, ses aires parfois si remarquablement circonscrites, s'établit définitivement.

Un des points capitaux des recherches de ces dernières années est l'impulsion, qui a été donnée aux études de nervation comparée. d'Ettingshausen dans ses iconographies remarquables avait donné le squelette des feuilles et plus tard avec la collaboration de Mr. Krasan, il avait analysé les formes. Suivant cette impulsion un certain nombre d'auteurs aussi bien en Europe qu'en Amérique, ont recherché les variations de certains genres.

Les *Liriodendron*, les *Sassafras* et les *Platanus* ont été particulièrement bien étudiés, et les auteurs sont arrivés à conclure que la plupart du temps les espèces actuelles de ces genres ne sont que des races spéciales issues d'un rameau commun. d'Ettingshausen établit que le *Fagus Feroniae* serait la souche des trois espèces actuelles qui n'en seraient que des races. Mr. Krasan arrive à des conclusions analogues en ce qui concerne le hêtre du Cantal. Mr. Noé von Archenegg dans un mémoire très étendu accompagné de figures remarquables, retrouve toutes les formes des tulipiers tertiaires et crétacés sur le seul *Liriodendron tulipifera* actuel et il propose de retenir seulement le *Liriodendron Procaccini* qui a la priorité, les autres

formes ne sont que des manifestations ataviques, des modalités foliaires, qui se développaient jadis normalement sur un végétal.

Toutes les réductions qui ont été opérées dans ce sens, soit qu'elles portent sur les fougères: *Salvinia*, soit sur les dicotylédones: *Ulmus*, *Sassafras*, *Aralia*, *Persea*, *Acer* sont excessivement profitables à la paléobotanique, parce qu'elles groupent des formes et font disparaître un certain nombre de synonymes toujours trop nombreux dans les sciences descriptives.

Les faits qui présentent le maximum de véracité, prouvent, que à part la descente graduelle des types du pôle jusque dans nos régions tempérées chaudes et froides, il n'y a pas eu à la surface du globe de grandes exodes de végétaux, des migrations proprement dites; les types une fois apparus se sont étendus et ont lutté les uns contre les autres suivant les conditions climatiques qui les environnaient. Puis quand celles-ci sont devenues si différentes, que la vie des types végétaux devenait impossible, ceux-ci, ou se sont éteints complètement, si les changements climatiques influençaient la totalité de leur aire de dispersion, ou se sont maintenus au contraire sur la bordure se développant ainsi dans une autre direction. Ils ont laissé quelquefois quelques témoins persistant en des points particulièrement privilégié et montrant au sein d'une végétation plus jeune les derniers vestiges des êtres du passé. C'est ainsi que l'on retrouve dans les flores oligocènes, miocènes et pliocènes, des types qui proviennent des époques antérieures et ne se montrent plus que comme spécimens isolés. Plus récemment tous les types asiatiques et les types américains *Sequoia*, *Taxodium*, *Carya*, *Sassafras*, *Acer* ont disparu de l'Europe avec la période glaciaire pour y revenir seulement du fait de l'homme. Certains végétaux comme les *Zelkovia* appartenant à la flore caucasienne sont restés aux limites de leur domaine; enfin il est encore d'autres plantes qui ont laissé des témoins de leur existence antérieure non seulement grâce aux types fossiles, mais grâce aux épaves qui se sont conservées par suite de circonstances particulières. C'est ainsi qu'un *Nymphaea* que Mr. Marty a nommé *Nymphaea Langeroni*, du pliocène du Cantal (Niac) n'est plus représenté que par ceux qui peuplent les eaux du Nil et des régions tropicales, or on trouve dans le *Nymphaea thermorum* habitant encore aujourd'hui la Hongrie, un des derniers représentants de cette curieuse espèce attardée dans l'Europe centrale; sans ce lien de transition cette espèce serait restée comme un type fortement aberrant de la flore pliocène de la France centrale.

Ceci nous amène à parler tout naturellement, de ce qu'il faut penser des théories évolutives qui ont fait grand bruit, et dont les partisans professent à l'heure actuelle des manières de voir si différentes. Autant il paraît rationnel d'admettre une théorie évolutive en concordance avec les faits, autant une théorie poussée à outrance

ne répond en rien au desiderata scientifique, qui est de rechercher la vérité *au moyen des faits eux-mêmes, et non de leur interprétation plus ou moins exacte.*

Les faits nouveaux n'apportent à peu près rien comme contingent sérieux en ce qui touche à l'apparition des dicotylées. Tout ce que l'on peut dire, c'est que plus on s'enfonce dans le passé, plus on rencontre de types multiples que l'on voit immédiatement revêtir leur forme caractéristique. Si on les suit dans le temps, on les voit se développer, acquérir une ampleur remarquable, subir des modifications tout à fait secondaires, osciller dans des limites que chacun ne dépasse pas et sans empiéter les uns sur les autres; puis quand l'heure de la disparition a sonné pour eux, ils s'éteignent sans qu'on puisse trouver dans les végétations ultérieures formées par les timides des temps antérieurs, un indice quelconque pour prouver leur transmutation. Si on donne le nom d'évolution aux changements qui ont permis de distinguer les espèces fossiles entre elles et motivé la création légitime de deux formes distinctes, l'on peut affirmer sans crainte que les faits donnent raison à la théorie, mais ce ne sont pas là des mutations véritables, une transformation d'une forme ou d'un type dans un autre. Aucun des types miocènes ou pliocènes, qui ont occupé une si grande place dans la végétation d'alors, ne montrent des représentants transformés dans les périodes suivantes, ils ont modifié leur organisme et se sont pliés jusqu'à un certain point, jusqu'à la limite de leur élasticité (si cette figure nous est permise) à des conditions diverses, mais elles ont capitulé devant les formes timides et cachées, qui attendaient des conditions favorables pour se développer à leur tour et les dicotylées de l'Eocène et du Miocène s'en sont allées, comme s'étaient évanouis devant elles les puissants conifères du Jurassique et du Crétacé détenteurs du sol pendant la période secondaire.

Il semble que dans l'éternel recommencement des choses, il en est des races végétales comme des peuples, qui après une période de splendeur, voient sonner l'heure de leur décadence.

Quant à l'origine, elle demeure toujours entourée du plus profond mystère, et l'on ne peut dire aujourd'hui que l'on en connaisse ou même que l'on en suppose le secret.

Les constatations que nous sommes amené à faire en considérant d'une manière impartiale les flores fossiles récentes concordent avec celles que Mr. Zeiller expose en parlant de la flore houillère „Les espèces, dit cet auteur, au lieu de se transformer peu à peu les unes dans les autres, nous offrent en général une individualité bien accusée demeurant fixe pendant tout le cours de leur existence ou du moins ne variant qu'entre des limites déterminées et le plus souvent très resserrées. C'est ce qu'on remarque notamment pour la *flore houillère*

où cependant les documents ne manquent pas, et où l'absence des formes de transition ne peut guère être imputée à l'insuffisance des matériaux recueillis. Les espèces comme les genres se succèdent par voie de substitution et non par voie de transformation graduelle et il paraît en être de même à tous les niveaux."

Les réductions qui ont été opérées par les différents auteurs prouvent bien que des formes souvent dénommées différemment, ne sont en définitive que des modalités d'un seul et même type, et que ce que l'on dénomme espèce en paléontologie recevrait à peine le titre de race dans la botanique actuelle.

Quant les types n'ont plus pu lutter, ils se sont éteints. Le refroidissement terrestre qui a influencé d'une manière si sensible la répartition des végétaux, leur extension, leur disparition, est la cause seconde accessible à nos investigations, la cause première échappe à nos recherches.

L'apparition des groupes est noyé dans le nébuleux de l'horizon mystérieux de la naissance de la vie, et s'il semble, comme le dit Mr. Zeiller, que les Dicotylédones aient apparu assez tard pour nous permettre de nous rendre compte par l'observation directe des conditions dans lesquelles elles ont pris naissance, aucun document tangible ne nous laisse présumer l'origine de la mystérieuse apparition de ce groupe. Tous les faits que nous avons en main nous font entrevoir un enchaînement merveilleux, un mélange sans heurt, et sans croisement de type défini, une succession sans lacune, en un mot un plan qui appelle et exige une cause plus stable et moins aléatoire, que les théories encore bien chancelantes au moyen desquelles on a tenté jusqu'à présent de l'expliquer.

Octobre 1906.

L. Laurent.

The progress of Genetics since the rediscovery of Mendel's papers

by

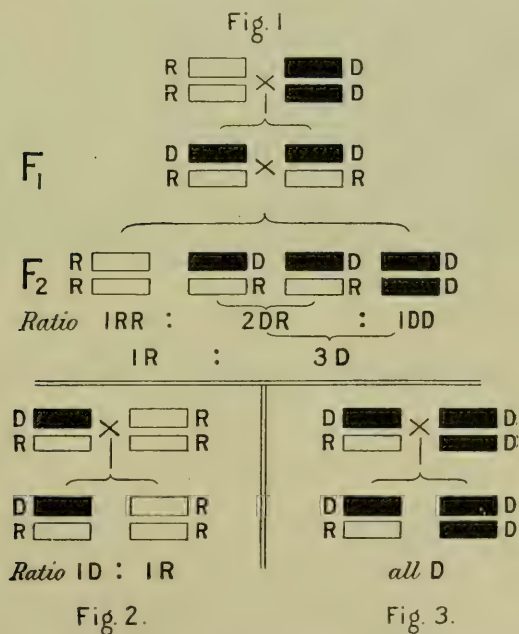
W. Bateson, M. A., F.R.S., Cambridge.

It is the object of the present Essay to give an account of the progress in the Study of Heredity and Variation which has followed the rediscovery of Mendel's work. So rapid has this progress been that though little more than six years have since elapsed, a new and well developed branch of Physiology has been created. To this study we may give the title *Genetics*. Until the Mendelian method was applied, the most obvious and essential facts of heredity were unperceived.

Our knowledge of Mendel's work began in 1900, with the three practically simultaneous publications of de Vries (107), Correns (23) and Tschermak (93). Correns and Tschermak had both verified Mendel's conclusions in the case of *Pisum sativum*, the species originally employed, and de Vries was able from his own observations to extend the Mendelian principles to a number of other plants which had formed the subject of his own researches.

At this date it is unnecessary to repeat the details of these earlier experiments. The essential fact which Mendel discovered is the segregation of characters in gametogenesis. This process is now known to occur in the development of the gametes of many animals and plants. In segregation, features of structure or of physiological constitution are treated as *units* by the cell-divisions in which the germs are formed. Such segregating characters are, so far as we know, always constituted in pairs. From this fact we speak of them as *allelomorphs*, the members of each pair being alternative to each other in the constitution of the germ-cells.

A simple demonstration will illustrate this. If we imagine that blackness and whiteness are an allelomorphic pair we may represent a pure black parent by two black draughts, and a pure white parent by two white ones (Fig. 1). The parent individuals may each be fitly represented by *two* draughts, for it is well known that the somatic, or zygote-cells as they may be called, are *double* structures. The germ-cells however are single structures as judged by the constitution of their nuclei. Consequently the germ-cells or gametes of the black type may be represented by *single* black draughts, and those of the white type by single white ones. The cross between the two produces an individual represented by one black and one white draught. For brevity this first cross-bred generation raised by the union of two pure types is called F_1 , the first filial generation.



Figs. 1—3. Diagrams showing the numerical consequences of Mendelian segregation.

As each germ-cell carries either the one allelomorphic or the other — e. g., either blackness or whiteness, as in our diagram — there are only three possible sorts of individuals or zygotes (1) those that are pure to blackness (2), those that are pure to whiteness, and (3) those that contain both characters. The pure types are spoken of as *homozygous*; the impure or hybrids are called *heterozygous*.

In all cases of allelomorphism yet sufficiently investigated, it has been found that the heterozygote produces *equal numbers* of gametes bearing each of the two allelomorphs.

In a great number of instances the character of F_1 is not intermediate between the characters of the two parents, but resembles one of them so much that F_1 is almost or quite indistinguishable from that pure type. Such characters which appear, to the practical concealment of the other allelomorph, were called by Mendel „dominant“, the excluded character being „recessive“. In our diagram black is supposed to be dominant, and this fact is represented by placing the black piece above the white.

From these facts several simple conclusions follow, which are represented in the diagrams. Thus $RR \times DD$ gives all DR , which if dominance be complete, may pass for pure D . Consequently $DR \times DR$ seems to give on an average 3 D :1 R (Fig. 1).

In reality, of the 3 D two are impure on an average, and one is pure. Similarly $DR \times RR$ gives an equal number of DR and RR (Fig. 2), while $DR \times DD$ appears to give all D (Fig. 3).

The most striking consequence of allelomorphism is the paradox that pure individuals may be bred from impure ones. Whenever an R germ meets an R germ in fertilisation, the individual is pure R , and the same is true for the D germs. Consequently when an R individual appears in the family, the D element is thrown out of that individual for good and all.

A very simple illustration is that of the tall and dwarf („Cupid“) Sweet Peas (*Lathyrus odoratus*). Crossed together these types give the first filial generation, F_1 as we call it, all tall. Tallness is thus dominant. When F_1 forms its germ-cells the characters tallness and dwarfness segregate.

By self-fertilisation the second generation — F_2 — is produced, consisting on an average of three tall to one dwarf. The dwarfs are then pure dwarfs, giving no more tall in their posterity: but of the tall, one on an average will be pure tall; and two will be heterozygous, giving the same mixture in the next generation. In the photograph (Fig. 4) members of the F_1 generation are shown. All came from one pod of seed. The dwarfs are now pure dwarfs, though they are the offspring of a tall plant and though one grandparent was also tall. But of the tall some are pure tall, and some are hybrids of tall and dwarf again, the pure being to the impure on an average 1:2.

Inheritance according to these simple rules has now been witnessed in a great variety of characters among plants and animals. The following are examples. In each case the dominant character is put first.



Dwarf (R).

Tall (D).

Fig. 4. Eight plants in F_2 generation from the cross tall Sweet-Pea (*Lathyrus odoratus*) $\times$ dwarf Cupid variety. Five tall and three dwarfs came from one pod of seed.

LIST I.

1. Tallness and dwarfness. *Pisum* (Mendel (75), Tschermak (93 etc), R.E.C. (10 a)¹, Lock (70)). *Lathyrus*. R.E.C. (10 a and b). *Phaseolus* gives more complicated results, which are not yet fully elucidated (Tschermak (95, 97, 101), Emerson (54)). The same is true of cases in *Pisum* where the half-dwarf races about 4 feet high are used. R.E.C. (10 a).
2. Hairiness and glabrousness *Lychnis* (de Vries (115) R.E.C. (10)).
3. Keeled glumes and rounded glumes. *Wheat* (Biffen (12)).
4. Prickliness and smoothness of fruits. *Datura*. (R.E.C. (10) de Vries (115 II p. 184)). *Ranunculus arvensis*. (R.E.C. (10 a)).

¹ For brevity the Reports of Bateson, Saunders and Punnett to the Evolution Committee of the Roy. Soc. are thus referred to:

5. Style short, with large pollen-grains — the thrum-type — and Style long, with small pollen grains -- the pin-type — (Bateson and Gregory (8)).

De Vries found in *Oenothera* that his mutational form *brevistylis* was recessive to the normal, or long-styled type (115).

6. Beardless and bearded ears. *Wheat* and *Barley* (Biffen (12), Tschermak (94), Spillman (89)).
7. Pointed and blunt pods. *Pisum* (Tschermak (96), R. E. C. (10a)).
8. Round seed and wrinkled seed *Pisum*. (Mendel, and many others.) The round seeds have large starch grains, those of the wrinkled being small (Gregory (57)) or compound.
9. Starchy endosperm giving a full seed and sugary endosperm giving a shrivelled or wrinkled seed. *Zea Mays* (de Vries (109), Correns (26), Lock (70)). (See Fig. 5.)

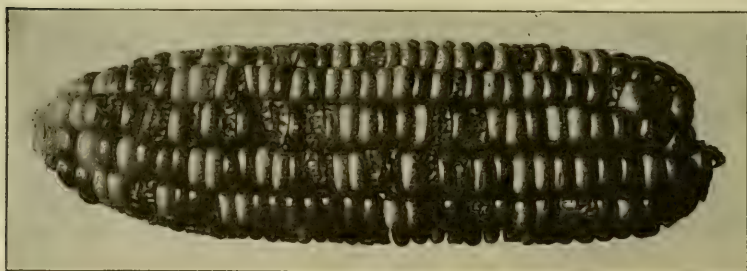


Fig. 5. Fruit of Maize, borne by F_1 plant from the cross starchy $\times$ sugary, showing the mixture of the two kinds of seed in the F_2 generation. (From a specimen raised by R. H. Lock.)

10. Normal habit and Waltzing habit. *Mouse* (von Guaita (57a), Darbishire¹) (44, 45)).
11. Various types of comb (e. g., rose-comb and pea-comb) and the single comb. *Fowls* (R. E. C. (10a, b), Hurst (64)).
12. Two-jointed phalanges in fingers and toes, and the normal three-jointed condition *Man*. (Farabee (55).) (See Fig. 6.)
13. Numerous colour-characters in both animals and plants (*v. infra*).
14. Susceptibility and resistance to Rust (*Puccinia glumarum*) *Wheat* (Biffen (12)).
15. Hard, i. e., glutenous, and soft, i. e., starchy, endosperms *Wheat* (Biffen (12)).
16. Normal hair and long or Angora hair *Rabbit* (Hurst (65), Castle (16)).

¹ The fact that in F_2 the number of Waltzing mice (97:458) falls below expectation is no doubt due to their relative delicacy.

17. Palmatifid leaf and Pinnatifid leaf *Primula Sinensis* (Bateson and Gregory (8)). (See Fig. 7.)
18. Biennial habit and annual habit *Hyoscyamus niger* (Correns (35 a)).
19. Normal anthers and sterile anthers *Lathyrus odoratus* (R. E. C. (10 a)).
20. Polled and horned breeds of *Cattle* (R. E. C. (10 a), Spillman (88)).
21. Flat standard and hooded standard *Lathyrus odoratus* (R. E. C. (10 b)).



Fig. 6. Skiagraph of hand in which the fingers had 2 phalanges — a dominant condition. (After Farabee.)

22. The normal long pollen-grains with three pores, and rounded pollen-grains usually with only two pores. *Lathyrus odoratus* (R. E. C. (10 a, b)).
23. Abortion of the female organs in the lateral florets of *Barley* as found in the two-rowed type, and the complete or hermaphrodite development of these florets in the six-rowed type (Biffen (12 a)).
24. Entire and lacinated petals. *Chelidonium majus* (de Vries (107)).
25. The usual hairy condition of the skin in Mice, and the peculiar naked and wrinkled skin. A. Campbell *in litt.* (For figure, see Gaskoin, P. Zool. Soc., 1856.)

The list shows how various are the characters which have a Mendelian inheritance. Though only simple cases are included the features concerned are so multifarious and the types affected so dissimilar that it is evident that we are in the presence of a principle of wide and general application. In addition to the cases given in

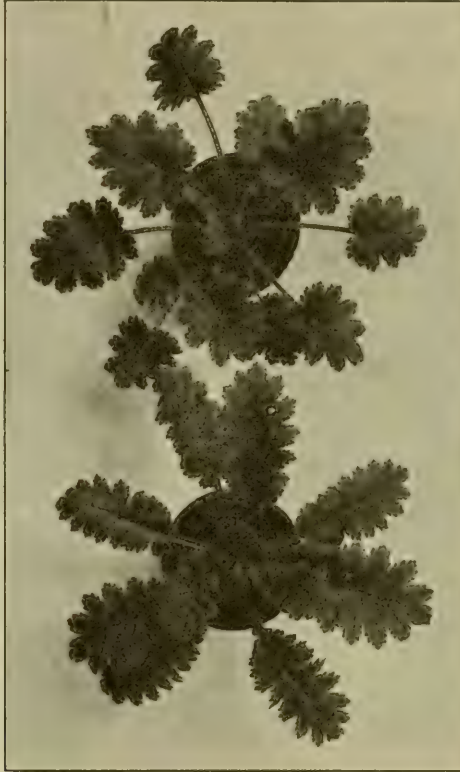


Fig. 7. Fern (R). Two varieties of *Primula Sinensis*, the palmatifid is the wild type and is dominant to the pinnatifid. The latter arose in cultivation about 1860.

this list there are numbers of other examples in which it is practically certain that similar principles are followed. Some of these are obscured by various attendant circumstances, and in others the evidence has not yet been collected on a comprehensive scale.

Before proceeding to consider the more complex phenomena of Mendelian inheritance some general considerations call for notice.

Dominance.

In the cases given in the list dominance is practically universal and more or less complete. Experiment however has revealed very

many examples in which dominance is imperfect and several in which it is, so far as is at present known, irregular. When dominance is imperfect F_1 may not improperly be described as a blend form, such that the heterozygotes may be distinguished without difficulty from the two homozygous types. It is for the most part in connection with the occurrence of such blendings that the more important irregularities of dominance have been found. In most of these examples segregation has been proved to occur, though it will readily be understood that when dominance is liable to a fluctuation so great as to make determination of the homozygous types in F_2 impossible, the proof of complete segregation becomes unattainable. Of this latter class very few illustrations are yet known.

As illustrating irregular dominance with occasional appearance of blends in F_1 the following cases may be given.

LIST II.

1. Tall and dwarf in *Phaseolus*. Here tall is usually dominant, but the height of F_1 is less than that of the tall type (Tschermak (101)).
2. Hard pods with "parchment" and soft pods without "parchment" *Pisum* (R.E.C. (10 a)). Mendel regarded the hard as dominant. Generally it is so, but the hardness is almost always distinctly impaired in heterozygotes.
3. The same is true for *Phaseolus*, but the dominance is subject to much greater fluctuations (Emerson (54)). There are two pairs of characters concerned in the texture of the pods, which Emerson calls (1) stringiness and stringlessness (2), toughness and tenderness. The second pair corresponds with the two types found in *Pisum* pods. In both respects the dominance is very irregular and blend-forms occur, but segregation may be complete.
4. The extra toe in *Fowls* is usually dominant over the normal foot, the F_1 form in such cases being sometimes indistinguishable from the pure five-toed type, though generally having the extra toe of reduced size. Occasionally however the heterozygote shows no trace of the extra toe, which is then a recessive character and may reappear in the next generation. (R.E.C. (10, 10 a)) Polydactylism in the *Guinea pig* has a somewhat similar behaviour (Castle (17)) and the evidence in cases of human polydactylism suggests heredity of the same type. Attention may be called to the scarcity of clear evidence of segregation in regard to Meristic characters. That observed by Farabee in the segmentation

of the phalanges, and those indicated by the behaviour of double flowers in some plants are perhaps the only such examples yet known. A case deserving further study is that of *Oxalis tetraphylla*, which hybridised with an ordinary triple-leaved species (*latifolia*) gave fertile hybrids, for the most part triple-leaved (Hildebrand (59)). Graham Bell's (11) observations on multi-nippled Sheep suggest that this character may have a similar behaviour.

5. Blue colour is generally dominant over white in the case of the seeds of *Zea Mays*, but both Correns (26) and Lock (70) have observed irregularities and some failure of dominance in this case.
6. Spelt, namely long ears, are usually dominant over short or club-shaped ears in *Wheat* (Spillman, Biffen, Tschermak, and others). But both Spillman (89) and Biffen (12) have seen cases of a blend-form appearing as F_1 in certain cases.
7. In *Campanula* and *Mimulus* Correns (38) has shown that petalody of the calyx (the hose-in-hose or Calycanthemous form) is dominant over the normal type of flower, but there is great variation in degree.
8. In *Guinea pigs* the rough-haired or rosetted condition is usually dominant over the smooth-haired or normal condition, but irregularities occur, and in some cases smooth-haired animals are capable of reproducing the rough-haired condition (Castle (16)). The Angora-hair in this animal also exhibits complexities in heredity and does not follow the simple rules found in the case of the rabbit (Castle).
9. In Barley the hoods (*Kapuzen*) are generally dominant over the awns (Biffen (12)) but many irregularities occur.

The question naturally arises whether these irregularities of behaviour do not merely indicate the need for further analysis, and it can scarcely be doubted that "pure lines", as Johannsen has called them, could be raised in each of these cases, which would have a uniform and consistent behaviour. As will appear from a consideration of the phenomena of colour-inheritance there may be a close superficial resemblance between types which differ entirely in their heredity, and it can only be by a very strict analysis that the homogeneity of such races can be determined. The same suggestion applies of course to the cases in which mixture of forms (*Pleiotypie* of Tschermak) occurs in F_1 .

Special attention should be called to the fact that in certain strictly Mendelian cases F_1 is *normally* a blend-form. This has been seen in the case of ear-length in *Wheat* (see above, List II No. 6)

and also in certain colour-cases, of which the best known is that of the Andalusian Fowl. Here blue is the heterozygous type¹), while black and a peculiar white splashed with black are the pure types. In this remarkable example we meet the fact that selection is powerless to fix a type which is not represented in the gametes. The efforts of fanciers have long been devoted to the attempt to fix the blue type of Andalusian, but as the germ-cells bear respectively black and the splashed white, blue can only be formed by the heterozygous union of these two pure forms. The case further illustrates the impossibility of basing expectation on analogy in dealing with these phenomena (6).

In Cats, Mice, Rabbits and Pigeons, the blue varieties are all gametic types which can be fixed without difficulty. There is nothing externally which would lead an observer to suppose that the blue of a pigeon is more possible gametically than the blue of a fowl, yet experiment shows that this is the fact.

An inspection of the lists given above shows that it is practically impossible to make any general statement as to which characters are dominant and which are recessive. The principle expressed by de Vries that the dominant character is phylogenetically older is no doubt nearer the truth than the contrary statement would be, but it is contradicted by not a few facts. For example the rose and pea combs of fowls are evidently later in origin than the single comb. Petalody of the Calyx, as Correns (38) remarks, can by no means be regarded as an original form. Hornless cattle must surely have been derived from horned progenitors. Other such illustrations are seen in the case of colour-inheritance. For example the coloration known in fowls as "Brown-breasted" is unquestionably of later origin than the Bankiva colour of Brown Leghorn, over which it dominates at all events in females (see Fig. 16). Black in pigeons is dominant over the Blue Rock colour (Staples-Browne, unpublished).

A generalisation may also be attempted on different lines. It may be suggested that in the dominant type some element is *present* which is *absent* in the recessive type. The difficulty in applying such a generalisation lies in the fact that not very rarely characters dominate which appear to us to be negative. (For example, List I. 20 and 23. In Sweet Peas and other plants there are instances of lighter colours being dominant over the more fully pigmented. Consequently we are almost precluded from regarding dominance as merely due to the presence of a factor which is absent from the recessive form. Not impossibly we may have to regard such

¹) Probably the blue-grey which appears in F_1 from the cross of black Angus cow. $\times$ White Shorthorn bull is similarly a heterozygous character.

negative characters as due to the presence of some inhibiting influence, but in our present state of knowledge there is no certain warrant for such an interpretation. As will be evident, especially in cases where colour is concerned, a vast number of the observed facts can be readily represented in terms of the presence and absence of definite factors, and it is quite conceivable that Mendelian inheritance in general may be reducible to such terms; but in view of the difficulties indicated, such expressions must not be adopted with undue haste.

Recombinations and the production of novelties.

Mendel showed that the various characters studied by him in *Pisum* were separately transmitted. Taking the distinctive features of the plants and the seeds he determined seven such distinct characters, each depending on a distinct unit-character with its appropriate allelomorph. As the distribution of each pair of allelomorphs is here independent of that of any other pair, the characters belonging to the several pairs can be recombined in any manner. Moreover, in such cases it makes no difference how the various characters are compounded in the respective parents. The result for all subsequent generations is the same whether the father is tall, purple-flowered, and yellow-seeded, and the mother dwarf, white-flowered and green-seeded, or whether these features were distributed between the two parents in any other way. The various possible combinations will in any case appear in their appropriate numerical proportions among the descendants. It follows, as Mendel showed, that where two pairs of characters are concerned, of which one in each pair is a dominant, that the average ratio in F_2 will be 9:3:3:1, where the 9 members exhibit *both dominant* characters, each of the groups of 3 have *one dominant* character, while the 1 has *both recessive* characters. Similarly, where 3 pairs of characters are concerned the F_2 ratio will be 27:9:9:9:3:3:3:1, and so on.

Now so long as the characters of each allelomorphic pair are not only independent in their transmission but are also without perceptible effect on each other in the zygotes, such simple ratios will be evident. In such cases types distinct from the parental types will appear, but they will be recognisably due to recombination.

Difficulty however sometimes arises from the fact that the nature of the allelomorphism is not at first obvious, and a novelty may thus appear which is not at first sight due to mere recombination.

For example, when a red variety of a plant is crossed with a cream-coloured variety, *whites* may appear in F_2 . The red variety has red sap, the cream has colourless sap. The cream has yellow plastids, while the red has colourless plastids.

F_1 is red, because red sap is dominant to colourless sap, but colourless plastids are dominant to yellow plastids. The various possible combinations all occur in F_2 , with the result that 3 plants in 16 have both colourless sap and colourless plastids, and are therefore white.

In a tabular form these results may be exhibited thus:

Parents	...	...	Red variety	×	Cream variety.
Allelomorphs	(Red sap (D)		—		Colourless sap (R)
	(Colourless corpuscles (D)				— Yellow corpuscles (R)
F_1	...	...	(Red sap		
			(Colourless corpuscles		
F_2	Red sap	Red sap	Colourless sap	Colourless sap	
	Colourless corps.	Yellow corps.	Colourless corps.	Yellow corps	
Appearance	9 RED	3 RED-CREAM	3 WHITE	1 CREAM.	

Such a case has been seen in both Sweet Peas (*Lathyrus odoratus*) and in Stocks (*Matthiola*). (R.E.C. (10 a and b)).



Fig. 8. Various types of Combs in Fowls. 1 The single' comb ♂. 2 Pea comb ♂. 3 Pea comb ♀. 4 Rose comb in a Bantam ♂. 5 Walnut comb in young ♂. This can be produced by crossing rose with pea.

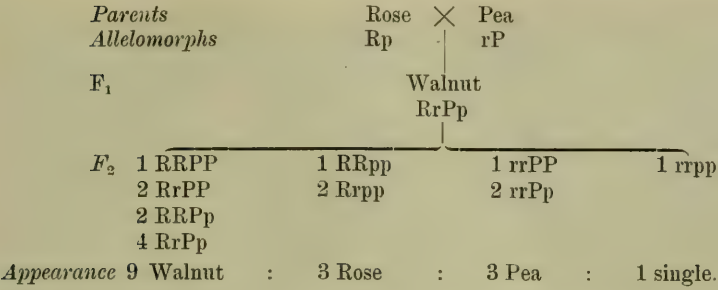
A somewhat more remarkable case is seen in the combs of fowls.

Rose comb is dominant to single comb, and pea comb is also dominant to single comb. Rose crossed with pea produces an entirely distinct type of comb, the "walnut" of fanciers. Amongst other peculiarities it usually has bristles or small feathers arranged in a band across it in the posterior third, though such bristles are never found in either rose or pea (see Fig. 8 and 9). These F_1 "walnut" combs bred together give F_2 as follows: 9 walnut : 3 rose : 3 pea : 1 *single*



Fig. 9. Hens with walnut combs of various patterns. In the two birds on the right the depression crossing the back of the comb can be seen. Upon this the band of hairs is placed. The other three birds have a more lumpy pattern of "walnut". In them the hairs are usually distributed over the posterior end of the comb, without forming a definite band.

No single comb was put in. It arises from recombination, which is intelligible as soon as the allelomorphism is correctly represented. The allelomorphs are R , the rose-element, r , its absence; P , the pea-element, and p , its absence. The single comb is merely the comb from which both R and P are absent. The distribution of these characters in F_2 may be usefully shown in a tabular form, as the case is typical of many others.



RP RP walnut	RP Rp walnut	RP rP walnut	RP rp walnut
Rp RP walnut	Rp Rp rose	Rp rP walnut	Rp rp rose
rP RP walnut	rP Rp walnut	rP rP pea	rP rp pea
rp RP walnut	rp Rp rosa	rp rP pea	rp rp single

Fig. 10. Distribution of characters in F_2 from the cross rosecomb $\times$ pea-comb. Each square is a zygote, and its appearance is shown by the word at the bottom.

Fig. 12, shows a curious case of the same kind in the Chinese Primrose *Primula Sinensis*. There is a modern variety with a very large yellow "eye" or flush extending up over the limb of the corolla, quite distinct from the small yellow pentagon characteristic of the normal flower. The variety having this large yellow eye has its anthers in the position proper to long-styled plants, but the style itself does not reach above the anther-level, the flower being thus in the condition which Darwin called "homostyled".



Fig. 11. The combs as they appear in newly hatched chickens. In upper row from left to right: — Walnut showing hairs in a band; ditto, a dark-coloured bird; rose comb. — In lower row from left to right: Pea comb; ditto; single comb; ditto.

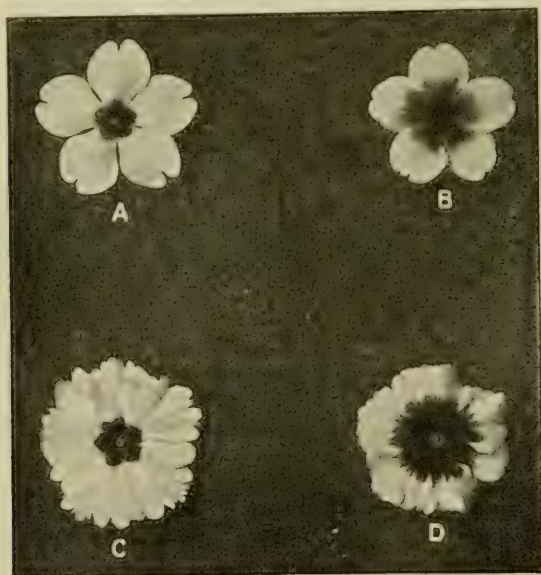


Fig. 12. Four types of flower resulting in F_2 from the cross large-eyed homostyle $\times$ small-eyed short style. A small-eyed, longstyle; B large-eyed, homostyle; C small-eyed, short style; D large-eyed, short style. — The two upper flowers have corollas of the "star" type; the flower D has the ordinary *Sinensis* type. C is more or less intermediate between these types in corolla-shape, and represents a common heterozygous type. The corolla-shape is independent of the "eye" and style characters.

Such a "homostyle" crossed with a short-styled plant gives F_1 which has typical short-styled flowers, with the characteristic large pollen-grains and a small eye, the anthers being of course at the top of the tube. In fact there are two pairs of characters of which the first is in each case dominant.

<i>Dominant.</i>	<i>Recessive.</i>
Thrum or Short-styled type	Pin or Long-styled type
Small eye.	Large eye.

Mr. Gregory and I found (8) that the F_2 from such a cross consisted of four types. (a) Short style with small eye. (b) Short style with large eye. (c) *Normal long style* with small eye. (d) Homostyle with large eye. These forms occurred in the ratio 9a:3b:3c:1d.

The long styled form was not put in, but is made by that recombination of the characters, which occurs when the small eye is present in a long styled flower. The homostyle is the form which the pin-eyed type assumes when the plant is homozygous in the large-eye character.

Interaction between characters belonging to distinct allelomorphic pairs.

From the cases of novelties by recombination we pass to the phenomena of interaction, the elucidation of which constitutes one of the most important advances in the general development of genetics made since the re-discovery of Mendel's work. There can be no doubt that such interactions and their consequences pervade the phenomena of inheritance, and are a far-reaching source of complication. These difficulties were first encountered in the attempt to express the complexities of colour-inheritance in a simple Mendelian system. For example, in several animals (Mice, Rats, Rabbits) it was known that the albino form was recessive to all colours. When the wild grey type was crossed with albino, F_1 was wild grey. But the composition of F_2 was not always the same. Sometimes F_2 consisted of 3 greys: 1 albino, which is the simplest result. When however other individuals were used as parents, more than one coloured type might appear in F_2 , for example there might be some greys and *some blacks*. In such cases however the total of coloured individuals was always 3, to 1 albino. Experience showed that the proportion

of blacks was also definite, being one third of the number of greys. Such families were therefore composed thus:

$$\frac{9 \text{ grey} : 3 \text{ black}}{3} : 4 \text{ albino} \\ : 1$$

It was Cuénot of Nancy (42b) who first provided a clear and satisfactory account of these cases.¹⁾ He pointed out that the appearance of 9:3:4 in the F_2 generation was due to a difference in the albino used to produce the F_1 . He suggested that the grey colour should be regarded as consisting of a colour-factor + a determining factor which causes the colour when present to be grey. Black, similarly, would be due to the same colour-factor + a determiner which causes the colour to be black. The grey determiner is then regarded as dominant over the black determiner. Such a system gives a representation of the facts which makes the F_2 results intelligible. Cuénot further showed experimentally that such determining factors are actually borne by albinos, and segregate in their gametogenesis, though in the absence of the colour-element it is impossible to distinguish whether an albino bears the grey factor or the black, or both. Hurst (65) has made extensive and valuable experiments with Rabbits confirming these conclusions on a large scale. In addition to determiners for the actual colours Cuénot showed that similar determiners exist for several degrees of piedness, those conditions nearer to full or self-colour being dominant over the conditions in which the amount of white is greater.²⁾ Hurst has proved that this conclusion holds for the colour-pattern known as "Dutch-marking" in Rabbits.

Very similar phenomena were studied by Tschermak (97, 101) in the case of *Pisum sativum* and *Phaseolus*. Using races of *Pisum* with pink flowers he showed that when they were crossed with certain albinos, F_1 had the purple flowers of the field pea. This change he also perceived must be due to the presence in the albino of some hidden factor which was invisible in the albino; but, on meeting colour in a zygote, the hidden factor could operate and determine the colour, in this case to purple. Such hidden factors he proposes to designate *cryptomeres* (99).

Before proceeding further it may be useful, as the point is fundamental, to show diagrammatically the relation of the 9:3:4 in F_2 to the simpler 9:3:3:1. The diagram (Fig. 13) shows the F_2 distribu-

¹⁾ I take this opportunity of mentioning that Mr. R. H. Lock who was then at Peradeniya, Ceylon, wrote to me independently with the same suggestion.

²⁾ Pied hybrids have so often occurred in crosses between domestic and wild species that there are evident limitations to the applicability of this rule.

tion of two imaginary pairs of allemorphs, C,c and R,r, the small letter denoting the absence of that factor whose presence is denoted by the large letter. If R cannot be perceived unless C is also present, there must be 9 members showing CR, 3 showing C, and 4 all indistinguishable seeing that they only differ in the presence or absence of R.

CR CR	CR cR	CR Cr	CR cr
cR CR	cR cR	cR Cr	cR cr
Cr CR	Cr cR	Cr Cr	Cr cr
cr CR	cr cR	cr Cr	cr cr

Fig. 13. Scheme of distribution of two pairs of factors in F_2 , showing how the F_2 ratio 9:3:3:1 is produced. From the same distribution the F_2 ratio 9:3:4 results in cases where one factor produces no visible appearance unless the other is present: while, if neither factor can be perceived unless both are present, the F_2 generation is 9:7. The big letter in each case denotes the presence, the small letter the absence, of the given factor.

So long as we are only concerned with two colour-determiners giving two coloured types, in addition to the albino, this mode of representation is adequate. But it may happen, as in the case of mice, that more colours have to be represented. Here for example, even excluding yellow, which as Cuénot (42c) has shown presents special complexities, we have to deal with (1) the wild grey (2) black (3) chocolate. The facts in this case can be represented by a modification of Cuénot's system, which there is considerable reason to suppose corresponds more precisely with the facts. Here, as before, we take C and c representing presence and absence of colour, but instead of regarding B the black determiner, as allelomorphic to G, the grey determiner, each is taken to be allelomorphic to its own absence, thus:

G, grey	determiner	g, absence of ditto			
B, black	"	b,	"	"	"
Ch, chocolate	"	ch,	"	"	" ¹⁾

¹⁾ As a matter of experiment no case is yet known in which Ch is absent.

The simple F_2 , 3 Grey: 1 Albino is then regarded as the result of crossing grey with an Albino bearing G.B. and Ch. The more complex case 9 grey: 3 black: 3 albino is produced by crossing grey with an albino bearing g, B, Ch. Similarly by using an albino bearing g, b, Ch, chocolates will appear in F_2 . In fact the appearance in F_2 of any of the "lower" colours shows that the albino used to produce F_1 was wanting in all the determiners "higher" than the one which causes that colour to appear. A tabular representation of this system will at once demonstrate the point. For example take F_2 9 grey: 3 black: 4 albino. The parents are grey (CGB) and albino (cgB), B being common to both (Fig. 14).

CGB CGB	cGB CGB	CgB CGB	CgB CGB
grey	grey	grey	grey
CGB cGB	cGB cGB	CgB cGB	cgB cGB
grey	albino	grey	albino
CGB CgB	cGB cgb	CgB CgB	cgB CgB
grey	grey	black	black
CGB cgb	cGB cgb	CgB cgb	cgb cgb
grey	albino	black	albino

Fig. 14. Diagram showing the F_2 result from the cross between a grey rabbit or mouse having the gametic composition CgB and an albino having the composition cgB. The result is 9 greys: 3 blacks: 4 albinos.

A positive proof that this system is a correct representation of the facts will be obtained by studying the results of crossing grey with chocolate. The F_2 should then consist of 12 grey: 3 black: 1 chocolate. Of course the 12 grey will really consist of 9 greys with the black determiner, and 3 greys without it, but the distinction between these two types may not be easy to recognize. The appearance of the *blacks* in this cross will be the critical point.

It will be understood that the main point, the existence of distinct kinds of albinos bearing distinct factors is now perfectly clear.

The researches¹⁾ of Cuénot and Hurst, together with the elaborate experiments of Miss F. M. Durham²⁾ as yet unpublished, have fully demonstrated this fact in Mammals, and as we shall see, the same is true of several plants. We have now the means of proving the composition of each albino by appropriate breeding tests. For instance, when bred to a pure black, a G albino will give greys only; a GB albino will give equal numbers of greys and blacks, while a B albino will give blacks only. Conversely it is also possible to manufacture by suitable matings, albinos of each composition. For example, albinos extracted from chocolates can only bear the chocolate determiner. Those from black mice must all bear the black determiner if the families have been large and no chocolates have occurred. Those from grey mice must all bear the grey determiner, if in sufficient numbers no blacks or chocolates have been produced.

It is this fact, that in most cases the albino will be bearing the determiner proper to the colour of the last coloured parent from which it was extracted, that has led Castle (18) and others to speak of these colours as "latent" in the albino. This mode of expression is much to be regretted and not only introduces confusion into the discussion of the problem but is positively misleading.³⁾ There is no "latency" e. g., of black or grey, as a whole, in the albino. The albino bears one of the factors necessary to the production of black or of grey. Sulphate of copper is blue and chloride of copper is green, but it would be improper to speak of blue as latent in sulphuric acid, or of green as latent in hydrochloric acid.

¹⁾ Reference should here be made to the vast researches lately published by Haacke (58). Before the rediscovery of Mendel his experiments on mice had led him to correct conclusions on all the essential points, and it is much to be regretted that the publication of this remarkable work was so long delayed.

²⁾ Among other interesting points, Miss Durham has investigated the inheritance of the various degrees of concentration of pigment, to which many of the peculiar colours of mice are due. For example black may exist in the concentrated state called „black“, or in the dilute condition called „blue“. Similarly „Chocolate“ is the concentrated state of the pigment which when dilute is called „Silver-fawn“. Concentration depends on a definite factor dominant to dilution. Thus (1) black $\times$ silver-fawn, and (2) blue $\times$ chocolate both give F_1 black; and both give F_2 consisting of 9 black: 3 chocolate: 3 blue: 1 silver-fawn. „Concentration“ or „dilution“ may similarly be introduced by means of an albino; e. g., silver-fawn $\times$ albino bearing concentration gives black F_1 , and in F_2 these give the ratio 27 black: 9 chocolate: 9 blue: 3 silver-fawn: 16 albino.

³⁾ Morgan (79) has evidently been misled by this use of the term latency when he writes. „The most important fact that cannot be interpreted on the assumption of pure germ-cells is found in the heredity of extracted recessives.“ Biol. Cbltt., XXVI, 1906, p. 289.

In several earlier writings I have used the expression "compound" in referring to such characters as the grey of mice, which are liable to give various other colours in F_2 . It may probably be desirable to retain some such term to denote characters of this kind. But whereas in the earlier stages of the inquiry I regarded a compound character as capable of being transmitted in its entirety as allelomorphous to the absence of the whole compound, the further work that has been described shows as has been seen that this conception was erroneous. The process of "resolution" by which the breaking-up of compound characters was supposed to be effected, similarly becomes capable of description in terms of simple recombination.

The F_2 ratio 9:7.

We have seen how a character may be imperceptible unless it meets in the zygote another character belonging to another allelomorphous pair. The next complication arises from the existence of characters which depend for their appearance on the presence of *two* factors *neither* of which can be perceived in the absence of the other. It is to this phenomenon that is due the appearance of coloured flowers in F_1 from the cross of two white Sweet Peas (*Lathyrus odoratus*). It was in the attempt to trace the inheritance of pollen-shapes that this case was found. Certain white Sweet Peas have roundish pollen-grains instead of the normal elongated grains. Crossed together these two types gave coloured F_1 , usually purple, rarely red. F_2 from such a cross contains 9 coloured: 7 white. Inspection of such a table as that given in Fig. 13 shows that the 9 are due to the meeting of say, C and R, while in the 7 squares either one or both of these factors are wanting. If the F_1 is purple, F_2 has always hitherto contained *red* members, the ratio being (Fig. 15)

27 purple : 9 red : 28 white	
36	28
9	7

The distinction between the purples and the reds is obviously due to the operation of a third factor, which we have called B, blue, invisible in the absence of C and R, or either of them. In certain families also both the purples and the reds show a number of subordinate types, distinguished by various intensities of colours, and by peculiarities in the distribution of the colours on the flowers. All these can be shown to be due to the presence or absence of several other distinct factors whose effects are superposed on those of the primary factors we have already named.

When such a case is compared with those met with in animals a close resemblance is perceptible in the fact that in both groups of cases we are concerned essentially with a development of pigmentation, the quality, concentration, and distribution (pattern) of which is decided by additional co-existing factors. There is however one

CRB CRB	CRB CRb	CRb CRB	CRb CRb	CRB cRB	CRB cRb	CRb cRB	CRb cRb
CrB CRB	CrB CRb	Crb CRB	Crb CRb	CrB cRB	CrB cRb	Crb cRB	Crb cRb
CRB CrB	CRB Crb	CRb CrB	CRb Crb	CRB crB	CRB crb	CRb crB	CRb crb
CrB CrB	CrB Crb	Crb CrB	Crb Crb	CrB crB	CrB crb	Crb crB	Crb crb
cRB CRB	cRB CRb	cRb CRB	cRb CRb	cRB cRB	cRB cRb	cRb cRB	cRb cRB
crB CRB	crB CRb	crb CRB	crb CRb	crB cRB	crB cRb	crb cRB	crb cRb
cRB CrB	cRB Crb	cRb CrB	cRb Crb	cRB crB	cRB crb	cRb crB	cRb crb
crB CrB	crB Crb	crb CrB	crb Crb	crB crB	crB crb	crb crB	crb crb
63 : 1	57 : 7	57 : 7	15 : 49	63 : 1	57 : 7	57 : 7	15 : 49

Fig. 15. Diagram of the distribution of allelomorphs in F_2 from the cross between white sweet-pea, long-pollened $\times$ white, round-pollened. Colour is due to meeting of C with R. If B is absent the colour is red; if B is present the flower is purple. There are thus 27 purple: 9 red: 28 white. Coloured: white are thus 9:7. — The line of figures at the foot shows the ratio of long-pollened to round-pollened in each column. These peculiar ratios arise from *partial* coupling between B and the long-pollen character (see p. 396).

striking difference between the animal and the plant phenomena, inasmuch as the union of two albinos in the plant may give a coloured F_1 , whereas no such phenomenon has yet been authenticated among animals. The flower-colour in short has, at least in the Sweet Pea (and Stocks), been broken into two parts of which neither alone

is sufficient to produce pigment. The phenomena in the animals prove either that

- (1) the pigmentation depends on one factor only;
- or (2) that the two factors have not been separated in variation;
- or (3) that *one* of these two factors is always present in every animal.

Between these alternatives it is as yet impossible to decide, but perhaps the third is the more probable.

Interdependence of Structure and Colour.

The most elaborate analysis of this kind yet made is that resulting from Miss Saunders' experiments with *Matthiola*. In the case of Ten-week Stocks she has proved that sap-colour in the flower is caused by the meeting of two factors just as in *Lathyrus odoratus*. But in addition to this, the development of the hoariness or felting of hairs upon the surface of the leaves is also produced by a third factor which may be present alone without causing a single hair to be formed. The results proved that though the factors for hoariness may be present, the zygote is glabrous unless it also possesses flower-colour. For the development of hoariness *three* factors are thus necessary, including the two which cause sap-colour to appear. (In the Brompton Stocks hoariness may however be formed in the absence of sap-colour, and the statement given is only applicable to the Ten-week Stocks.)

As may be supposed the existence of these specific peculiarities made the unravelling of the Stock problem extraordinarily difficult, and as similar cases will probably be met with hereafter some of the steps in the argument may be recapitulated with advantage. (See 10 b.)

When hoary plants (H) were crossed with glabrous (G), hoary is dominant, and F_2 consists of 3 H : 1 G. Naturally it was to be expected that F_1 bred with a glabrous would give equal numbers of H and G. It was found that when the *original* G was used, this simple result followed, but when G plants with different flower-colours were used, the offspring were all H.

This fact led to an investigation of the inter-relationships of the glabrous varieties, when it was found that *certain* glabrous strains, though breeding true on selffertilisation, give hoary plants when crossed together. This therefore was reversion in a structural character occurring as the result of a cross. The following table of

results shows how peculiar and specific are the properties of the different strains.

- | | | | | | |
|-------------------|---|----------------|-------------------|---|----------|
| 1. Cream glabrous | × | white glabrous | gave purple hoary | | |
| 2. " " | × | purple | " | " | " |
| 3. " " | × | red | " | " | red " |
| 4. White | × | purple | " | " | purple " |
| 5. " " | × | red | " | " | " " |
| but 6. any red | } | × | {any red | " | {red or |
| or purple | | | | | |
| " | " | " | " | " | " |

The reds and purples have of course coloured cell sap. The cream has no sap-colour, but its plastids are yellow. In the White, both sap and plastids are colourless. The various matings gave F_2 as follows.

- (1) Cream glabrous $\times$ white glabrous.
 F_1 sap-coloured hoary.
 F_2 9 sap-coloured, hoary : 7 non-sap-coloured, glabrous.
- (2), (3), (4), (5) Non-sap-coloured, glabrous $\times$ sap-coloured glabrous.
 F_1 sap-coloured, hoary.
 F_2 9 sap-coloured, hoary : 3 sap-coloured, glabrous,
 4 non sap-coloured, glabrous.
- (6) Gives only sap-coloured glabrous in F_1 and F_2 .

A critical examination of these facts shows that there is only one way of bringing them into harmony. The cream and the white glabrous each contain the factor for hoariness, but each has only one of the factors for sap-colour. When they are crossed the two colour-factors "let each other off", and thus enable the factor for hoariness to produce that effect. Similarly, the sap-coloured forms carry both the colour-factors but are without the hoariness factor. (See R. E. C. III p. 38.)¹

Finally it can be proved that it is the white which carries the B, or blue, factor; for red $\times$ white gives purple F_1 while red $\times$ cream gives red F_1 .

It is evident that the future development of genetics will be largely concerned with such analyses of the interrelation of factors. We are certainly only at the beginning of this part of the inquiry.

¹ By an unfortunate mistake it is stated in Report III that *two separate factors* are concerned in producing hoariness besides those which produce colour. This error arose through a misinterpretation made in earlier stages of the analysis, which was carelessly retained after each of the results on which it was based had been otherwise elucidated. The diagrams and tables there given are correct otherwise, and show clearly that *one* hoariness-factor is required in addition to the two colour-factors. We are indebted to Mr. Doncaster for this important correction.

Reversion and Variation.

One of the most interesting deductions from these facts is that which concerns the nature of reversion on Crossing, a phenomenon the importance of which was first insisted on by Darwin. We now recognize that such reversion is due to the meeting of long-parted complementary factors. Conversely it is clear that the original *variation* which gave rise to the types whose cross brings about the reversion, must have consisted in the separation of those factors. Such facts naturally raise a question of vast consequence in evolution. The variation which, for instance, produced the red flowered Sweet Pea from the purple was essentially an elimination of the blue factor. The variation which produced a white Sweet Pea is most simply described as an elimination of one of the colour-factors. Is it not then possible that such analytical variations, as we may call them, are responsible for much of the diversity of nature? In discussing the phenomenon of dominance reference was made to the difficulty of distinguishing, in the present state of physiological knowledge, between characters which are positive and those which are negative. Not until some certainty is reached regarding this very material point can we even feel perfect confidence that variation, in general, may not be an analytical process, and evolution itself a passage from a higher to a lower degree of complexity. I hope that reference to such a question may not lay me open to a charge of premature speculation. I have no bias in favour either of a positive or a negative answer, but it is impossible to study the modern developments of genetics without becoming aware that such a question exists.

Colour-heredity in general.

As will be now understood, the phenomena of colour-inheritance are so complex that it is not easy to give a list of cases like those previously recited. Some references however will be acceptable, but in almost all the cases quoted further annotation is required. In particular, it is to be observed that where the interaction between several factors occurs, the term "dominant" and "recessive" are no longer strictly applicable. These terms can only be properly used to describe the relationship between members of the same allelo-morphic pair. Phenomena following the general lines of those discussed above have been observed in the following cases.

Animals.

- Mice.* von Guaita (57a), Darbishire (44, 45), Cuénot (42a, b, c).
 Allen (1), Haacke (58), F. M. Durham (unpublished).
Rats. Crampe (see 4), Doncaster (51).
Rabbits. Hurst (65), Castle and Allen (19).
Guinea-pigs. Castle (16).
Horses. Hurst (66).
Cats. Doncaster (50).
Canaries. Noorduijn (81, 82).
Pigeons. Staples-Browne (unpublished).
Fowls. R.E.C. (10). Hurst (64).
Silk-worms. Coutagne (41), Toyama (109).
Lepidoptera (various). Doncaster (50).
Beetles. McCracken (73, 74).
Helix. Lang (68, 69).

Plants.¹⁾

- Antirrhinum.* de Vries (115).
Numerous types and their albinos. de Vries (115, &c.).
Mirabilis. Correns (30, 36, 39).
Hyoscyamus. de Vries (115), Correns (33).
Maize. Correns (26), Lock (70).
Pisum. Mendel (75), Correns (23), Tschermak (93, &c.), Lock (70), R.E.C. (10).
Phaseolus. Mendel (75), Tschermak (95, &c.), Emerson (53, 54).
Salvia Horminum. R.E.C. (10a, b).
Matthiola. Correns (24), Tschermak (101), R.E.C. (10, a, b).
Papaver somniferum. de Vries (107).
Datura. de Vries (115), R.E.C. (10).
Primula Sinensis. Bateson and Gregory (mostly unpublished).
Polemonium, Phyteuma, Argemone. Correns (33, 34).
Cereals. Biffen (12), Tschermak (94, 102).
Orchids. Hurst (60, 61).

Besides the more elaborate conclusions which have been already set forth several interesting features may be perceived in these experiments. Of these only a summary notice can here be given.

¹⁾ This list makes no pretension to completeness, and for the most part only those cases are specified which either present some novelty or have been studied with some completeness.

1. In both animals and plants albinos are recessive to 'coloured' types. But in several cases white varieties which are not albinos, having pigment in the eyes (animals) or in the stalks (plants) *may* be substantially dominant to coloured types. This has been seen in fowls among animals, and in *Primula sinensis* among plants. Lang has found that the bandless type of *Helix* is dominant to the banded type. In pigeons, white is recessive to colour (Staples-Browne), and in certain breeds of fowls (e. g., white rosecomb Bantams, R.E.C. (10, b)) this is also the case.
2. In fowls the light-coloured iris called "daw-eye", of Malays, and the darkly pigmented iris of some breeds (e. g., Andalusians) are both recessive to the normal red iris (Bateson and Punnett, unpublished).
3. In plants, generally speaking, the deeper shades of red are recessive to the paler. For instance the deep crimson both of the stalk and the flower of some *Primula sinensis* strains is recessive to paler red stalk and to the common rose-magenta of the flower of the type. The deep red of the Sweet Peas (e. g., Firefly) is recessive to the red bi-colour "Painted Lady". The deep purple of the Sweet Pea "Black Knight" is recessive to the original purple bicolour.

In Rabbits, Rats, Mice &c., black is, as has been seen, "recessive" — if the term is here admissible — to the mixed grey of the wild animal. In horses also Hurst proved that "chestnut, i. e., absence of black points, is recessive to bay and brown, in which black points occur. But in Lepidoptera the melanic forms, so far studied, are dominant to the lighter types (Doncaster). The same is true both of the melanic variety of fowls known as "brown-breasted" and of the full black type, both of which are dominant to the original brown (Fig. 16). In the beetle *Lina Lapponica* black was found by McCracken to be recessive to the spotted type.

4. In flower-colours, the red or pink of Sweet Peas, Stocks, *Salvia Horminum*, *Pisum*, &c., is recessive to purple. But in *Primula Sinensis* blue is recessive to red or magenta. Doubtless the pigments concerned will be proved to be of distinct chemical nature in these different types.
5. In plants colourless chromoplastids have in all cases studied been found to be dominant to yellow plastids, so that we have the phenomenon of cream-colour being recessive to white.

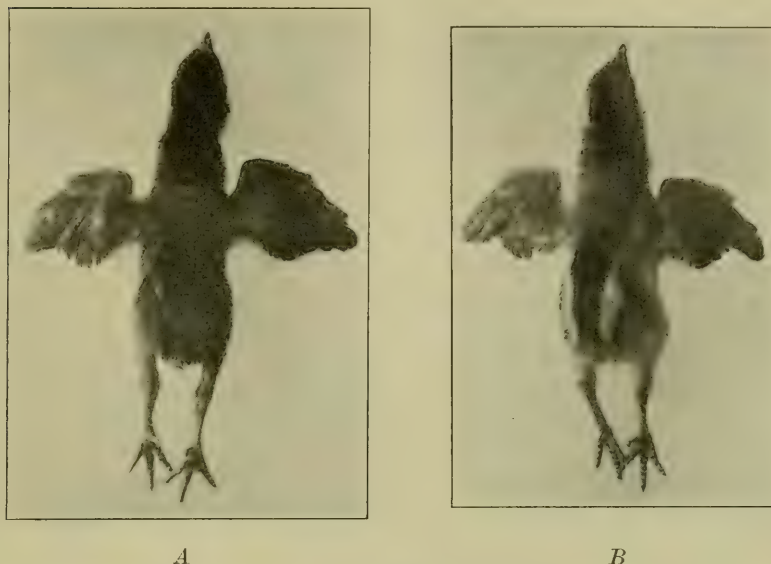


Fig. 16. *A* represents the unicolorous, nearly black, down of a chick of "Brown-breasted" breed. This is *dominant* to *B*, bright brown, with a dark dorsal stripe on a light ground. *B* is the characteristic down-colour of Brown Leghorn which closely approaches *Gallus bankiva* in colour.

6. In the Silkworm yellow silk is usually dominant to white silk, but instances to the contrary have been observed by Coutagne (41).
7. In several animals self-coloured types have been shown to be dominant to pied, e. g., self colour to Dutch-marking in the Rabbit. There are however instances to the contrary in the case of other pied animals.

In plants no general rule can be declared. In *Antirrhinum* the bi-color forms "Delila" with a white tube are recessive, but in Sweet Peas the bi-color type "Painted Lady" with whitish wings, is dominant to other reds.

8. In *Solanum* and *Atropa* the black fruit is dominant to the yellow fruit, but in *Bryonia* the red fruit of *dioica* is dominant to the black fruits of *alba* (Correns (35)) repeated by Bateson and Punnett).

Gametic Coupling of characters belonging to distinct allelomorphic pairs.

When all the factors belonging to all the allelomorphic pairs are distributed independently among the gametes, the number of each kind of gamete and the results of their several unions can be calculated by the simple rules of probability. Sometimes however there is evidence of a linking or *coupling* between distinct characters. When such a coupling is complete, the two characters of course can be treated as a single allelomorph. The importance of this kind of coupling was remarked on by Correns early in the history of Mendelian research. Complete coupling has thus far been most commonly met with among characters of similar physiological nature, e. g., flower-colour with axil-colour, &c. As an illustration of coupling between characters distinct in nature may be mentioned the association in the Cupid (dwarf) Sweet Pea of dwarf habit and procumbency, an association not found in *Pisum*.

But besides this simpler phenomenon of complete coupling we now know that the usual ratios are liable to disturbance by a *partial coupling* between distinct characters. Such examples have not yet been fully studied. The best known is that of the pollen-shape with flower-colour in the Sweet Pea. When White with long pollen-grains is crossed with White having round pollen-grains, F_1 , as already seen, is often purple, and gives in F_2 , 27 Purple:9 red:28 white. As regards pollen, F_1 is long, and F_2 as a whole contains 3 long:1 white. The white also taken alone are 3 long:1 round. The purples however, show a great preponderance of longs, about 12 to 1 round, while among the reds the rounds are *in excess* over the longs, being about 3 to 1. Evidently the abnormal distribution in some way depends on a coupling of B, the blue determiner, with long pollen. A close approach to the observed F_2 numbers would be given by a system in which each 16 gametes were composed thus:

$$7 AB + 1 aB + 1 Ab + 7 ab$$

where A is long pollen and a round pollen.

	Purple		Red		White	
	Long	Round	Long	Round	Long	Round
Observed	1528	106	117	381	1199	334
Calculated	1448.5	122.7	122.7	401.5	1220.5	407.4

The diagram on page 389 exhibits the distribution of the factors, and the consequences of their unions.

Similar phenomena of partial coupling exist in regard to the sterility of anthers in the Sweet Pea and the absence of colour in the axil; and also, in the same species, with regard to the development of the hooded standard and certain colours, but the formulae for these cases have not yet been determined.

Miscellaneous unconformable Cases.

Of such cases we at present know very little for certain. Occasionally we meet with phenomena which appear to indicate an imperfection of segregation. For instance at Messrs. Sutton's I have seen a family of *Primula Sinensis*, in which many intermediates between the palm and fern leaved condition occurred. There may no doubt have been imperfections in the dominance of the palm type. The numbers were inadequate to justify an analysis. Even from such a family the fernleaved members no doubt breed true.

Castle adheres to the view that pied forms indicate an imperfection of segregation. The propriety of this view becomes less clear in the light of modern evidence proving the existence of determiners for pattern.

Among colours Cuénot's facts indicate that something abnormal occurs in the segregation of yellow from the black-containing colours in mice, and so far as I am aware, nothing precisely comparable has been met with elsewhere.

Castle (18) has found that the lop-eared character in rabbits does not segregate from the normal ear, but that the intermediate breeds true. Mr. Staples-Browne tells me that in Pigeons the peculiar many-quilled tail of the Fan-tail (with upwards of 30 quills) has not hitherto in his experiments re-appeared in F_2 from crosses with the original 12-quilled type. F_1 is a blendform, and though F_2 contains birds with the 12 quills of the original type, none have the fully developed "fan" with its 30, or more, quills.

He found (91) also that the webbed condition of the toes is recessive to the normal foot. But in F_2 none of the recessives were so much webbed as the original webbed bird, and much intergrading was observed.

A good many cases are known where a particular parental type does not re-appear in F_2 . In other cases a parental type recurs, but very rarely. Such rarity we now ascribe with confidence to the existence of a great number of factors capable of concealing the type in question, and without doubt in very large series of individuals the

type would be seen to return with its appropriate frequency. The further question then suggests itself whether the cases in which a parental type has not hitherto been observed to re-appear in F_2 , may not in reality be extreme cases of the same phenomenon.

In the beetles *Lina lapponica*, and *Gastroidea dissimilis* Miss McCracken (74) has described several peculiarities. In the former species the spotted type is dominant to a black form, and in the latter, metallic green is recessive to metallic black. Several peculiar phenomena of transmission are said to occur in these species, the details of which must be studied in the original papers. The tables given suggest a doubt whether the analysis was complete in all particulars and it is to be hoped that a fuller study of these remarkable cases will be made.

In *Antirrhinum* de Vries (*Mutationstheorie*, II, p. 76) states that dwarf-forms extracted from crosses with tall do not breed true. If confirmed, this fact will be of much interest.

Perhaps the most curious of the unconformable cases yet certainly established is that which concerns the inheritance of double flowers in *Matthiola*. In numbers of individuals doubleness, as studied by Miss Saunders has been found to be an ordinary recessive, as it is also in *Primula sinensis*.¹) Nevertheless it is well known that double Stocks, being totally sterile, without pollen or seeds, are always produced from *singles*. The proportion of doubles given by such plants is sometimes very high, being often 60, and occasionally even 80 per cent. How it happens that a recessive type can be produced in these high proportions is as yet quite unknown.

The intercrossings carried out by de Vries among the wonderful mutational forms raised by him from *Oenothera* have given rise in many cases to results which are undoubtedly very anomalous, but until these cases have been analysed more fully and studied in the light of recent knowledge of the inter-relations which may subsist between characters, it is difficult to be sure as to the significance of these phenomena. A better knowledge of these curious cases would probably lead to important advances in genetics.

First-crosses breeding true.

Of the considerable number of examples in which this phenomenon has been alleged to occur, few have been satisfactorily observed on a large scale. A discussion of some of these cases is given by de Vries in *Mutationstheorie* (especially II, p. 66). The evidence is not in my

¹) From evidence given by Mr. Douglas to the Hybridisation Conference, 1906 it appears likely that in the Carnation doubleness is a *dominant* character.

opinion in any case so cogent that it can be accepted without hesitation, and if genuine examples exist, they must be exceedingly rare, for I do not know of any that have been attested by adequate evidence since the modern methods of genetic research have been in use.

There are nevertheless the famous cases which Mendel himself discovered in *Hieracium*, where the F_1 hybrids produce seeds which repeat the hybrid type. The researches of Raunkiaer and Ostensfeld have however proved that the seeds in these cases arise by parthenogenesis, and consequently the reproduction is really of an asexual nature. It is by no means impossible that the same account will be found applicable to some other cases also.

The races of human mulattoes are often referred to as examples of failure of segregation. Critical information respecting the inheritance of mulattoes has, however, so far as I am aware, never been collected. The imperfect indications that do exist suggest that the half-breeds between Europeans and coloured races are not by any means alike in their inheritance, and I have received information, especially with regard to crosses with Indian races, which is distinctly suggestive of some segregation. Undoubtedly the number of factors involved must be large, but the question is whether it is indefinitely large. Pending the collection of proper evidence however the case of mulattoes must of course be regarded as constituting a definite exception to the ordinary rules of segregation.

The "pure lines" of Johanssen.

Among the many questions raised by genetic research that of the magnitude of the units concerned is one of the most important. As to their upper limits we are getting much evidence, but we do not yet know at all how small they may be while still retaining their definiteness. According to the views which Johanssen has based on his remarkable researches on the weights of *Phaseolus* beans, these definite units may be very small indeed. In this case, and in that of the peculiar failure to seed (*Schartigkeit*) affecting a variable number of florets in *Barley*, Johanssen (67) has detected the existence of a great number of pure types or "lines", which, though differing from each other in small quantitative degrees, he regards as definite entities. This line of inquiry is of a specially interesting nature, but it is obvious that in order to establish the definiteness of the units involved, evidence of segregation will have to be found. Such evidence in the case of quantitative characters, liable presumably to great fluctuations owing to diversity of external conditions, must be peculiarly difficult to obtain.

The "False Hybrids" of Millardet.

Millardet (77) recorded that in crosses between Strawberries (*Fragaria*) he had seen cases where the offspring came true to the *paternal* type, and, on self-fertilisation, continued to reproduce that type only. As far as I know these observations stand alone, and until others like them are produced consideration may perhaps be deferred. There are however a few examples of such an occurrence, with the difference that it was the *maternal* type that was reproduced, which rest on perfectly sound evidence. Such cases are those in which Trevor Clarke found that glabrous *Matthiola* ♀ × hoary ♂ gave some glabrous offspring. Miss Saunders has confirmed this result, and finds that such glabrous plants breed true (10, p. 45). There are also the remarkable Orchid cases in which e. g., *Zygopetalum Mackayi* ♀ was crossed with various other genera giving purely maternal seedlings which have bred true (see Hurst (60) p. 104). In these cases we are evidently concerned with some distinct phenomenon of parthenogenesis — stimulated, apparently by fertilisation — but as to the nuclear processes concerned, we know nothing.

Seeds remaining of purely maternal type after segregation.

This is a very definite phenomenon the significance of which is still unknown. The example first discovered is that seen in F_1 from "indent" varieties of *Pisum* crossed with round-seeded varieties. In *Pisum* there are three chief types of seed-shape, round, wrinkled, and indent. Round and wrinkled Mendelize in the normal way, and both types occur together in the same pods, just as green cotyledons and yellow cotyledons do. *Indent* seeds occur only in varieties with coloured flowers. Their surface is more or less irregular and indented. Their starch-grains are indistinguishable from those of round peas, and pollen from such plants put on to a wrinkled variety makes its seeds round. F_1 plants raised from such seeds have purple flowers and coloured seed-skins, and their seeds are distinguishable as indent seeds and wrinkled. But when a round seed is fertilised from an indent plant the seed remains *round*, and when an indent is fertilised by a round it remains *indent*. Whichever way the cross is made, the F_1 plant has *exclusively indent seeds*.

To the eye at this stage there is no evidence of segregation. Nevertheless segregation has been normal, as is proved by sowing

these F_1 seeds; for some give round-seeded plants, others give indent, in a normal Mendelian way. Plainly therefore the mother-plant exercises some control over the shapes of the seeds. It is to be remembered that in the cross indent $\times$ wrinkled, segregation is normal, and the same is true of the cotyledon-colours if a green variety is used.

How this control is effected is quite obscure. At least three other similar cases are known. In Wheat, Biffen (12) showed that the seeds of F_1 between a long-seeded *polonicum* wheat and a short-seeded wheat show no mixture of type. All are long-intermediate though segregation is proved by the next generation to have occurred. He found the same true of the characters "glutenous" and "starchy". Lock (71), working with *Zea Mays* observed the same phenomenon regarding the characters "dent" and "flint", no mixture of type occurring on the single plants.

The very natural suggestion has been made that the seed-coat is the determining cause, but the case of wrinkled $\times$ indent in *Pisum* makes this suggestion difficult to apply.

The Inheritance of Sex.

The outcome of Mendelian analysis goes to show that the existence of diversity among a family of sister-organisms is due to the existence of polymorphism among the gametes. Such a case of diversity among members of a family exists in the phenomenon of sexual dimorphism, and the question at once arises whether sex may not be a consequence of gametic segregation (R. E. C. (10) p. 138). It is interesting to know that this question occurred to Mendel himself, and that he instituted experiments to investigate it (see *Mendel's Briefe*, p. 241, Correns (40)). This question has been discussed in some detail in a valuable essay by Castle (14, a), who showed that it could be supported by several observed facts of sex-production. More recently Doncaster (52) has put forward an ingenious hypothesis on similar lines, showing how the important observations made by himself and Raynor on the inheritance of a colour-variation in the moth *Abraxas grossulariata* can be reduced to a simple Mendelian scheme. The variation in question, is a partial albino form, known as *lacticolor*. Speaking of the type as D and the recessive as R, experiment showed that sex was distributed among the offspring according to a definite plan thus:

DR ♀ × DR ♂	gives	DD ♂	DR ♂	DR ♀	RR ♀
RR ♀ × DR ♂	"	DR ♂	RR ♂	DR ♀	RR ♀
DR ♀ × RR ♂	"	DR ♂			RR ♀
RR ♀ × RR ♂	"		RR ♂		RR ♀

Castle and Doncaster suggest that all zygotes are heterozygous in respect of sex-determinants, and that with these other characters may be gametically coupled. In this particular case if among the eggs of the heterozygotes all which bear ♂ carry D, and all which bear ♀ carry R; and if in the spermatozoa there is no coupling, so that there are spermatozoa of all four combinations the observed result will be produced. It is further assumed that that sex is dominant which is borne by the egg. Doncaster is careful to remark that this is not the only possible system which describes the facts, but the case is of extraordinary interest as showing that the facts of sex-distribution have a close connection with gametic differentiation and may even be expressed in terms of a not impossible Mendelian formula, though the formula cannot yet be declared to be in its final shape. In order to complete the experiment the cross *grossulariata* ♀ × *lacticolor* ♂ has still to be made, and the result may not be unimportant.

Unfortunately the direct experiments on the transmission of sex have not yet led to a clear result. Correns (35) found in *Satureia* and *Silene* that crosses between hermaphrodites and females gave almost exclusively females and a continuation of the experiments is promised.¹⁾

Other experiments of the same kind have come to an end through the sterility of the cross-breds. For example the same writer discovered (35) that the monoecious *Bryonia alba* used as ♀ × *B. dioica* ♂ gave plants *either* ♂ *or* ♀ (repeated by Bateson and Punnett, giving equal numbers of the two sexes); but *B. dioica* ♀ × ♂ of *B. alba* gave plants which were wholly ♀. Our own similar crosses gave the same result, with the exception of rare ♂ flowers near the base of the stem in occasional plants. All offspring of these matings have, so far, proved absolutely sterile in both ♂ and ♀ organs.

Sexual differences may, apart from the manner of their transmission, act in inter-relation with other factors, "letting off" characters in one sex which are imperceptible in the other.²⁾ For example

¹⁾ Compare Biffen's case in Barley (12a).

²⁾ A phenomenon probably of this nature occurs in regard to "Tortoise-shell" cats, which as is well known, are almost always female. Doncaster (50) has given reasons for the belief that such cats are heterozygotes of black and orange. These heterozygotes are thus tortoise-shell in the case of females, and orange in the case of males.

Wood (117) found on crossing Dorset sheep (horned in both sexes) with Suffolks (hornless in both sexes), that horns were dominant in males, recessive in females. In F_2 there were horned males and



Fig. 17. Four types of lambs in F_2 from the cross Dorset Horn $\times$ hornless Suffolk. *A* horned ♂; *B* hornless ♂; *C* hornless ♀; *D* horned ♀. (From Wood. The parents and F_1 type are figured in the original paper.)

females, and hornless males and females. These hornless males and the horned females will doubtless prove to be pure to their respective types (Fig. 17).

Such a distribution is somewhat like what is seen in the case of a sex-limited disease. In these cases the peculiarity is manifested generally, though not always, by members of one sex, say the male; but the females, though unaffected themselves, may transmit it to their male offspring. Haemophilia and colour-blindness are the most famous examples of this "Knight's move" descent, as it may be called.

Clearly there is a general resemblance to the phenomenon seen in the sheep. If the affected sex is the male, the *unaffected males* do not transmit the condition, though the *unaffected females*¹⁾ may do so. We may suppose that the unaffected males are by segregation

¹⁾ The popular belief that such a condition is transmitted by females *only*, is of course a mistake. In haemophilia, for example, there are many instances of transmission by affected males.

It should be distinctly understood that there is as yet no warrant for the assertion that these diseases are transmitted on this system, but if we suppose that haemophilia and colour-blindness were dominant in males and recessive in females, this description will include

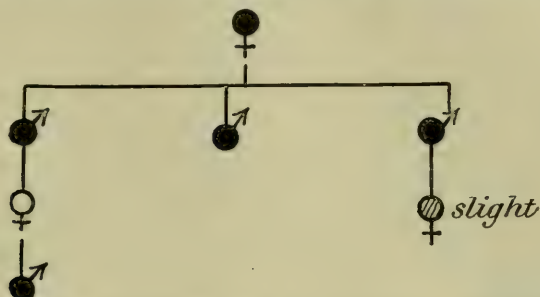


Fig. 20. Pedigree of colour-blindness after Burckhardt. The black symbols show the affected.

a large part of the observed facts. This hypothesis does not agree well with such numerical results as exist, for I find that many more males are affected (with haemophilia) in these families than would be expected on a simple Mendelian scheme, and too many females transmit. Nor is it always easy to suppose that this is due to omission of normal persons by the recorders.

Other cases of Mendelian Heredity in Man.

Of characters having an obviously Mendelian inheritance in Man I can give two only. In Farabee's cases reduction in the number of phalanges is plainly a dominant (Figs. 6, 21, 22), and from the pedigrees of congenital cataract collected by Nettleship (80) there can I think be no doubt that this condition behaves generally, if not perhaps always, as a Mendelian dominant. Unaffected members of affected families, with very rare exceptions, do not transmit it; but when affected persons marry normal persons — the usual mating — their offspring generally consist of affected and unaffected in about equal numbers (Fig. 22). As I have mentioned elsewhere (7, p. 176) there are many nervous diseases in which transmission is exclusively or almost exclusively through the affected, but the ratio of affected to unaffected in the offspring is almost always too high.

With regard to recessive characters in Man there is no quite satisfactory evidence yet published. Albinos have been recorded

with some frequency among the offspring of consanguineous marriages — a circumstance characteristic of recessive features; but the existence of complications is indicated both by the many degrees in which human albinism may present itself, and by the frequent association of the peculiarity with various forms of disease — an association not

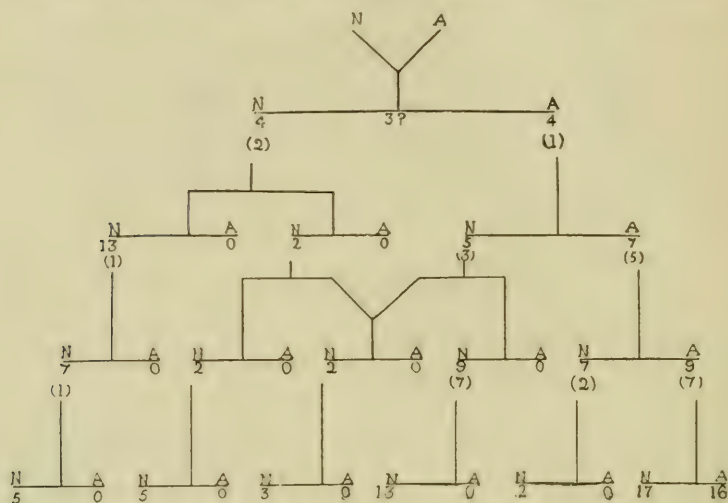


Fig. 21. Pedigree of Farabee's family (from his paper). N, normal; A, abnormal, with only two phalanges in fingers and toes.

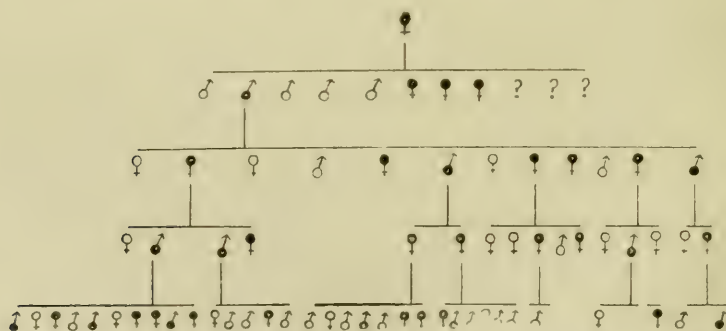


Fig. 22. Offspring of abnormal members of Farabee's family¹ (from his paper). The black symbols indicate the affected.

usual among domesticated animals. The inheritance of this peculiarity in Man is probably Mendelian, but it may be not so simple as in the other animals.

The condition known as alkaptonuria studied by Garrod (56) is probably a recessive character, as indicated by the high proportion of cases of this rare condition resulting from first-cousin marriages.

are sometimes confounded. The latter difficulty, for instance makes it impossible to unravel the copious information which exists respecting the heredity of deaf-mutism. As we now know, the first preliminary in attempting research in genetics is a strict analysis of the data.

Cytological appearances: sterility.

It is beyond the purpose of this article, which deals primarily with the results of breeding, to discuss the relation of Mendelian observations to the facts of cell-division. Nevertheless it should be remarked that all that has been observed by cytologists is consistent with the results of experimental genetics. The recognition of a definite differentiation among the chromosomes (see especially Sutton (134)) is probably an important advance, though until we can positively recognize characters in the zygote as associated with some visible cytological elements we must be cautious in forming positive conclusions as to the relation of cytological appearances to the phenomena of heredity. Such an observation has however been lately made by E. B. Wilson (138) who has found evidence of a visible dimorphism among the sperm cells of certain insects, and has shown that this dimorphism corresponds with differences existing between the somatic cells of the males and females of these species. This discovery, which is I believe at present unique, raises high anticipations for the future of cytological research.

To extend this line of inquiry cases are needed in which types having recognizably dissimilar cytological constituents give a fertile F_1 . Such cases seem to be extremely rare, but in *Drosera* Rosenberg (130, 131) has found an instance which goes some way towards satisfying the required conditions and in that remarkable example he has actually seen the segregation of chromosomes retaining their parental characteristics.

There is still no positive proof that segregation occurs at the reduction division, but all the facts known point to that conclusion. Indeed we can scarcely doubt that this is the critical moment. Investigations of sterile forms (Guyer (124), Gregory (123)) show that it is often at this division that abnormality begins. Nevertheless I am not yet convinced that segregation is exclusively confined to that division. Knowing, as we do, that the "sterility" of hybrids may show itself in every degree ranging from occasional imperfection in the pollen-grains to inability to flower and sometimes to almost com-

plete inability to grow¹), we can scarcely avoid the conclusion that in the somatic cell-divisions similar processes may be concerned. That segregation precisely similar to that which occurs among gametes *may* take place in somatic divisions is indeed proved by the existence of bud-sports. The appearance of a glabrous Nectarine on a Peach tree or of a white flower on a red-flowered plant is unquestionably due to segregation, and it is interesting to observe that the characters which segregate in these "sports" are often those which we know to segregate in gametogenesis. Such facts raise the fundamental question whether in the normal process of somatic differentiation, segregations of a similar nature may not occur (see 5, p. 22). This is a field to which the attention of Cytologists might be applied with good prospect of results.

The relation of Mendelian segregation to specific distinctions.

The time is not fully ripe for a proper discussion of this important question. All that can be yet done is to point out some of the more obvious considerations which the new knowledge suggests. Mendelian segregation proves the unity of characters. Specific differences we must suppose, are built up of characters. Is it a sound deduction that specific differences come into existence by the addition or elimination of such character-units? Now it is scarcely necessary to insist that plenty of the characters which are now known to segregate would be far more than sufficient to constitute specific differences in the eyes of most systematists, were the plants or animals in question brought home by collectors. We may even be certain that numbers of excellent species universally recognized by entomologists or ornithologists, for example, would if subjected to breeding tests be immediately proved to be analytical varieties. But this is not enough. We must eventually go further; and, supposing such tests to be applicable on a comprehensive scale to great numbers of natural forms, we must ask whether the result of such an investigation will show first that certain kinds of differences segregate and that certain other kinds do not segregate; and secondly whether we shall then recognize that it is to the non-segregating that the conception of species attaches with the greater propriety. For my own part, until

¹) For a striking example see the case of a hybrid raised by Messrs. Veitch, between a hybrid Azalea and a hybrid Rhododendron. After 16 years careful cultivation this plant was only 3 inches high and had never flowered (Gard. Chron. 1899, (2) pp. 57 and 95, fig. 41).

the ground has been far more completely surveyed, I am loth to attempt an answer. De Vries has defined somewhat strictly the differences between specific and varietal distinctions, asserting that it is the latter alone which exhibit Mendelian heredity (115, 116). Though I agree with him in perceiving that genetic research may ultimately provide some approach to a valid distinction between species and variety, I am reluctant to accept any evidence yet attained as an adequate basis for so vast a generalisation. Of the *non*-Mendelian phenomena of heredity we know as yet almost nothing. I believe that the consequences of specific crosses — in the stricter sense — have thus far in no single case been fully explored. Even of the results of crosses between "*petites espèces*" differing in several characters, little is known.

The phenomenon of sterility certainly counts for much in this part of genetics. As to the nature of this sterility and its limitations, even as to the rules of inheritance in those cases where sterility is partial, we have scarcely any adequate knowledge, yet such knowledge must be obtained as a necessary preliminary to a reliable judgment on the limitations of specific distinction. All this field of research is open now, and before long we shall know what it contains. From the little however that we do already know, I find it impossible to draw the conclusion to which de Vries would commit us. Surely, for instance, the long range of partially sterile derivatives from the various crosses of *Narcissus* species show abundant signs of segregation. To deny that *N. pseudo-narcissus* and *poeticus* for instance, are species in the strictest sense is impossible. They are the parents of many of these semi-sterile forms. Similar cases will occur to the reader in abundance. De Vries himself perhaps is feeling this difficulty when (*Mutationstheorie* II, p. 646) he speaks of *Lychnis vespertina* and *diurna* as being distinguished partly by varietal and partly by specific differences. We may indeed, as I have said elsewhere (*R.E.C.* (10), p. 148) be driven to conceive specific difference as a property of the residue or basis upon which the allelomorphic characters are implanted; but it is not easy to suppose that the features, breadth of leaves, and length of flowering stem — named by de Vries as non-splitting characters in *Lychnis* — are of this fundamental nature.

Feeling thus the impossibility of now defining the segregating from the non-segregating, I am unable to follow de Vries in the further step which he has taken (115), in assigning a definite physiological reason for the difference between these classes. His suggestion is that in Mendelian heredity there is a process spoken of as "Bisexual", in which each determining factor (Anlage) meets a corresponding opponent; while in the other or "unisexual" case, the factor

in question remains unpaired in the hybrid. The latter description is applied to characters which breed true in the cross-bred. This suggestion is the out-come of an attempt to incorporate the facts of Mendelian inheritance with the conclusions previously drawn from mutations. But as knowledge of Mendelian cases has progressed, and as it has been found possible to describe so large a proportion of those cases in terms of the presence and absence of a definite factor, the doubt may be expressed whether it is not rather in the Mendelian phenomena that the determining factors should be regarded as unpaired.

De Vries further distinguishes the characters which segregate as "retrogressive" and "degressive" in contradistinction to "progressive" characters which are genuine species-characters and are declared not to segregate. It seems to me that such a distinction is mainly one of definition, and I am not convinced that on a wider survey of the facts it could be maintained as a valuable or natural grouping of the phenomena.

In the preparation of this paper I have had the benefit of several criticisms and suggestions of value from Mr. R. C. Punnett. I take also the opportunity of acknowledging the large share which during the past three years he has contributed towards the elucidation of the problems which have been the subject of our joint investigations. Not only has he taken an active part in the practical business of experiment; but to his ingenuity and determination is very largely due such success as we have attained in unravelling some of the more complicated phenomena, especially those of the heredity of colour in the Sweet Pea.

August 1906.

Bibliography.

This list is far from complete in a bibliographical sense, but I trust that no title of importance is omitted.

In compiling it I have not felt it necessary to include special notices of the various publications in which the "biometrical" school have persistently impugned the accuracy and significance of Mendelian results. These papers, with references to many others of the same class may be found by those curious to see them in the published volumes of *Biometrika*.

Similarly I have not attempted here to discuss the papers in which Darbishire (44) has recorded his extensive experiments on the colours of mice, or the voluminous treatises which profess to be an investigation of heredity in the Shirley Poppy. (*Biometrika* II and IV.) The former work would certainly be important were it possible to disentangle the materials it contains. The studies of the Shirley Poppy are of a different character, and their value may be surmised from the fact that the fathers of the offspring recorded were unknown, the mother-plants being left uncovered, freely exposed to the visits of insects.

- 1) **Allen, G. M.**, The heredity of coat color in mice. Proc. Am. Acad. Arts and Sci., Vol. XL No. 2. 1904. [See also Castle.]
- 2) **Bateson, W.**, Mendel's Principles of Heredity. Cambridge 1902.
- 3) —, Note on the Resolution of Compound Characters by Crossbreeding. Proc. Camb. Phil. Soc., Vol. XII Nr. VI p. 50. 1902.
- 4) —, The present state of knowledge of colour-heredity in mice and rats. Proc. Zool. Soc., 1903, Vol. II p. 71. [On p. 73 the use of the terms "Cinnamon Agouti" and Golden Agouti is accidentally reversed.]
- 5) —, Variation and Differentiation in Parts and Brethren. Printed for the author. Cambridge 1903.
- 6) —, Presidential address to Section D. Brit. Ass. Report Cambridge. 1904.
- 7) —, An address on Mendelian Heredity and its application to Man. Brain, XXIX, 1906, p. 157.
- 8) —, and **Gregory, R. P.**, On the inheritance of Heterostyly in *Primula*. Proc. Roy. Soc. B., Vol. 76, 1905, p. 581.
- 9) —, and **Punnett, R. C.**, A suggestion as to the nature of the walnut Comb in Fowls. Proc. Camb. Phil. Soc., XIII, 1905, p. 165.
- 10) —, and **Saunders, E. R.**, Reports to the Evolution Committee of the Royal Society. I. 1902.
- 10a) —, —, and **Punnett, R. C.** Ibid. II. 1905.
- 10b) —, —, —. Ibid. III. 1906.
- 11) **Bell, A. Graham**, On the development by Selection of Supernumerary Mammariae in Sheep. Science, IX, 1899, p. 637; *ibid.*, XIX, 1904, p. 767; also Multi-nippled Sheep, privately printed. Washington 1904.
- 12) **Biffen, R. H.**, Mendel's laws of Inheritance and Wheat breeding. Journ. Agric. Sci., I, 1. Cambridge 1905.

- 12a) **Biffen, R. H.**, The Inheritance of Sterility in the Barleys. *Ibid.*, Vol I pt. 2. 1905, p. 250.
- 13) **Burckhardt, F.**, Über Farbenblindheit. *Verh. d. Naturf. Ges. Basel*, V, 1873, p. 566.
- 14) **Castle, W. E.**, The heredity of "Angora" Coat in Mammals. *Science, N. S.*, Vol. XVIII No. 467 p. 760. 1903.
- 14a) —, The Heredity of Sex. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 1903, Vol. XL No. 4.
- 15) —, The Laws of Heredity of Galton and Mendel and some laws governing race-improvement by Selection. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, XXXIX, 1903, p. 223.
- 16) —, Heredity of Coat Characters in Guinea-pigs and Rabbits. *Carnegie Instit. of Washington*. 1905.
- 17) —, The Origin of a Polydactylous Race of Guinea-pigs. *Carnegie Instit. of Washington*. 1906.
- 18) —, and **Forbes, A.**, Heredity of Hair-length in Guinea-pigs and its bearing on the theory of pure Gametes. *Ibid.* 1906.
- 19) —, and **Allen, G. M.**, The Heredity of Albinism. *Proc. Am. Ac. Arts and Sci.*, Vol. XXXVIII, 1903, No. 21 p. 603.
- 20) —, with **Carpenter, Clark, Mast** and **Barrows**, The effects of inbreeding, cross-breeding and selection upon the fertility und variability of *Drosophila*. *Proc. Am. Acad. of Arts and Sci.*, Vol. XLI No. 33. 1906. [Received too late for discussion in this article.]
- 21) **Correns, C.**, Untersuchungen über die Xenien bei *Zea Mays*. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1899, XVII, No 10 p. 410.
- 22) —, Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1900, XVIII p. 422.
- 23) —, G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, XVIII, Heft 4 p. 158. 1900.
- 24) —, Über Levkoyenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendel'schen Regeln. *Bot. Centr.-Bl.*, Bd. LXXXIV p. 97. 1900.
- 25) —, Gregor Mendel's "Versuche über Pflanzenhybriden" und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. *Bot. Ztg.*, 1900, LVIII, No. 15 p. 230.
- 26) —, Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. *Bibl. Bot. Original-Abh. a. d. Gesamtgebiete d. Bot.*, Heft 53. 1901.
- 27) —, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1901, XIX, p. (71).
- 28) —, Scheinbare Ausnahmen von der Mendel'schen Spaltungsregel für Bastarde. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1902, XX, p. 159.
- 29) —, Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsen-Typus. *Bot. Ztg.*, 1902, LX, No. 5/6 p. 66.
- 30) —, Über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. Erste Mitteilung. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1902, Bd. XX, 10, p 594.
- 31) —, Neue Untersuchung auf dem Gebiet der Bastardierungslehre. *Bot. Ztg.*, LXI, 1903, p. 113.
- 32) —, Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1903, XXI, p. 133.
- 33) —, Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. *Ibid.*, p. 195.
- 34) —, Die Merkmalspaare beim Studium der Bastarde. *Ibid.*, p. 202.
- 35) —, Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. *Ibid.*, 1904, XXII, p. 506.

- 35a) *Correns, C.*, Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des *Hyoscyamus niger*. *Ibid.*, p. 517.
- 36) —, Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Zweite Mitteilung über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1905, Bd. XXIII p. 70.
- 37) —, Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie. *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.*, XXIII, 1905, p. 452.
- 38) —, Einige Bastardierungsversuche mit normalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. *Jahrb. f. wissensch. Bot.*, XLI, Heft 3 p. 458. 1905.
- 39) —, Über Vererbungsgesetze. Vortrag. Sept. 1905. Berlin. Borntraeger.
- 40) —, Gregor Mendel's Briefe an Carl Nägeli. *Abh. d. K. S. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Kl.*, XXIX, III, Leipzig 1905, p. 189.
- 41) *Coutagne, G.*, Recherches Expérimentales sur l'Hérédité chez les vers a soie. *Bull. sci. de la France et Belgique*. XXXVI. 1902.
- 42) *Cuénot, L.*, La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. *Arch. Zool. exp. et gen. Notes et Revue*. 1902.
- 42a) —, 2me note. *Ibid.* 1903.
- 42b) —, 3me note. *Ibid.* 1904.
- 42c) —, 4me note. *Ibid.* 1905.
- 43) —, Un paradoxe héréditaire chez les Souris. *Bull. Mens. de la Réunion Biol. de Nancy*, 1904, p. 1050.
- 44) *Darbishire, A. D.*, Note on the Results of Crossing Japanese Waltzing Mice with European Albino Races. *Biometrika*, II, 1902, 101; continued, *ibid.*, p. 165; *ibid.*, p. 282; *ibid.*, III, p. 1.
- 45) —, On the supposed Antagonism of Mendelian to Biometric Theories of Heredity. *Manchester Mem.*, XLIX (1905), No. 6.
- 46) —, On the Difference between Physiological and statistical Laws of Heredity. *Ibid.*, Vol. L No. 11.
- 47) —, Professor Lang's breeding experiments with *Helix hortensis* and *H. nemoralis*. *The Journ. Conchol.*, Vol. XI No. 7 p. 193.
- 48) *Davenport, C. B.*, Color inheritance in mice. *Wonderhorses and Mendelism*. *Science*, N. S., Vol. XIX No. 472 p. 110, 1904; No. 473 p. 151, 1904.
- 49) —, Report on the work of the Station for Exp. Evol. Cold Spring Harbor. 1906. [Details in regard to Cats.]
- 50) *Doncaster, L.*, On the Inheritance of Tortoise shell and Related Colours in Cats. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, XIII, pt. 1 p. 35. 1904.
- 51) —, On the inheritance of Coat Colour in Rats. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, Vol. XIII pt. IV p. 215. 1905.
- 52) —, Breeding Experiments with Lepidoptera. *Proc. Zool. Soc. London*, 1906, Vol. 1 p. 125.
- 53) *Emerson, R. A.*, Preliminary Account of Variation in bean hybrids. 15th Ann. rep. Nebraska Agri. Exp. station, 1902, p. 30.
- 54) —, Heredity in Bean Hybrids. 17th Ann. Rep. Agri. Exp. station of Nebraska, 1904, p. 33
- 55) *Farabee, W. C.*, Inheritance of Digital Malformations in Man. *Papers of Peabody Mus. of Am. Arch. and Ethn. Harvard Uni.*, III, 3, 1905, p. 69.
- 56) *Garrod, A. E.*, The Incidence of Alkaptonuria, a study in chemical Individuality. *Lancet*. Dec 13. 1902.
- 57) *Gregory, R. P.*, The seed characters of *Pisum Sativum*. *The New Phytologist*. II, 10, 1903, p. 226. [See also Bateson.]
- 57a) *Guaita, G. von*, Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. *Ber. Naturf. Ges. Freiburg*, X, XI. 1898, 1900.

- 58) *Haacke, W.*, Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org., XXI, No. 1. 1906. [This remarkable paper gives details of Mendelian experiments made on a large scale with Mice, prior to the rediscovery of Mendel.]
- 59) *Hildebrand, F.*, Über einige Pflanzenbastardierungen. Jen. Ztg. f. Naturw., 1889, XXIII.
- 60) *Hurst, C. C.*, Notes on some experiments in Hybridisation and cross-breeding. Journ. R. Hort. Soc., XXIV, 1900, p. 90.
- 61) —, Mendel's "Law" applied to Orchid Hybrids. Journ. R. Hort. Soc., XXVI, pt. 4 and XXVII, 1902, pts. 2 and 3.
- 62) —, Mendel's Principles applied to Wheat Hybrids. Journ. R. Hort. Soc., XXVII, 1903, pt. 4.
- 63) —, Experiments in the Heredity of peas. Journ. R. Hort. Soc., 1904, XXVIII, p. 483.
- 64) —, Experiments with Poultry. Rep. Evol. Committee Roy. Soc., 1905, II, p. 131.
- 65) —, Experimental Studies on Heredity in Rabbits. Linn. Soc. Journ. Zool., 1905, XXIX, p. 283.
- 66) —, On the Inheritance of Coat Colour in horses. Proc. Roy. Soc. B., Vol. 77, 1906, p. 388.
- 67) *Johannsen, W.*, Über Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903. Fischer.
- 68) *Lang, A.*, Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. Festschr. z. 70. Geburtstag E. Haeckels, p. 439. Jena 1904.
- 69) —, Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Vortrag. Schweiz. Naturf. Gesellsch. Luzern 1905. H. Keller.
- 70) *Lock, R. H.*, Studies in Plant Breeding in the Tropics I. Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya, 1904, Vol. II p. 301.
- 71) —, Continued II. Ibid., Vol. II p. 357.
- 72) *Lotsy, J. P.*, Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena 1906. Fischer.
- 73) *McCracken, Isabel*, A Study of the Inheritance of Dichromatism in *Lina Lapponica*. J. of Exp. Zool., 1905, II, p. 117.
- 74) —, Inheritance of Dichromatism in *Lina* and *Gastroidea*. Ibid., 1906, III, p. 321.
- 75) *Mendel, Gregor Johann*, Versuche über Pflanzen-Hybriden. Verh. Naturf. Ver. in Brünn, Bd. 10, 1865, Abh. p. 1; reprinted in *Flora*, 1901, and in *Ostwalds Klassiker d. exakten Wissensch.* English Trans. in Journ. R. Hort. Soc., 1901, XXVI.
- 76) —, Über einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene *Hieracium*-Bastarde. Ibid., VIII, 1869, Abh. p. 26.
- 77) *Millardet, A.*, Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. des Sci. phys. et nat. de Bordeaux, IV, 4^{me} Série. 1894.
- 78) *Morgan, T. H.*, The Assumed Purity of the Germ Cells in Mendelian Results. Science, 1905, XXII, p. 877.
- 79) —, Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids "Pure". Biol. Cblt., 1906, XXVI, p. 289.
- 80) *Nettleship, E.*, On heredity in the various forms of Cataract. Rep. Roy. Lond. Ophth. Hosp., XVI, 1905, p. 1.
- 81) *Noorduyn, C. L. W.*, Iets over Kleuren, Kleurverandering der Vogels en paring van variëteiten. Album der Natuur, Dec. 1903, p. 71.
- 82) —, Een Tegenspraak van Mendel's Wet der Erfelijkheid. Album der Natuur. 1906. [Wild male Canaries bred with some domestic varieties gave some offspring more or less pied with white or yellow.]

- 83) *Ostenfeld, C. H.*, Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1904, XXII, 7.
- 84) —, Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk., XXVII, 3. Kopenhagen 1906.
- 85) *Punnett, R. C.*, Mendelism. Macmillan and Bowes. Cambridge 1905. [See also Bateson.]
- 86) *Raunkiaer*, Kindamelse uden Befrugtning hos Mælkebøtte (*Taraxacum*). Kjøbenh. Bot. Tidsskr., XXV, 1903, p. 109. Abstr. in Bot. Cblt., XCIII, 1903, p. 81.
- [*Saunders, E. R.*, see *Bateson*.]
- 87) *Schuster, E. H. J.*, Results of crossing Grey (House) Mice with Albinos. Biometrika. IV. 1906.
- 88) *Spillmann, W. J.*, A Mendelian character in Cattle. Science, 1906, N. S., XXIII, 549.
- 89) —, Quantitative Studies on the Transmission of parental characters to Hybrid offspring. Proc. 15th Ann. Con. of Ass. Am. Agri. Coll. and Exp. stations, p. 88.
- 90) —, Exceptions to Mendel's Law. Science, 1902, N. S., XVI, No. 411 p. 794.
- 91) *Staples, Browne R.*, Note on Heredity in Pigeons. Proz. Zool. Soc. of London, 1905, Vol. II p. 550.
- 92) *Toyama, K.*, On the hybridology of the Silk-worm. Report Sericult. Ass. Japan. May 1906.
- 93) *Tschermak, E.*, Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr., 1900, III. Jahrgang, Heft 5.
- 94) —, Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr., 1901, IV. Jahrgang, Heft II.
- 95) —, Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1901, XIX, Heft 2.
- 96) —, Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr., 1901, IV. Jahrgang, Heft 6.
- 97) —, Über die gesetzmäßige Gestaltungsweise der Mischlinge. (Fortgesetzte Studien an Erbsen und Bohnen.) Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1902.
- 98) —, Der gegenwärtige Stand der Mendel'schen Lehre. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1902.
- 99) —, Die Theorie der Kryptomerice und des Kryptohybridismus. Beihefte z. Bot. Centralbl., 1903, Bd. XVI Heft 1.
- 100) —, Über künstliche Auslösung des Blühens beim Roggen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. XXII. 1904.
- 101) —, Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1904.
- 102) —, Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Zts. f. d. landw. Versuchsw. in Österr. 1906.
- 103) —, Die Blüh- und Fruchtbarkeitsverhältnisse bei Roggen und Gerste und das Auftreten von Mutterkorn. Fühlings Landw. Ztg., LV, 1906, Heft 6 p. 194.
- 104) *de Vries, H.*, Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889. G. Fischer.
- 105) —, Monstruosités Héritaires offertes en échange aux Jardins Botaniques. Bot. Jaarboek, IX, 1897, pp. 62—93.
- 106) —, Sur la loi de disjonction des hybrides. C. R., 1900, CXXX, 26. mars.
- 107) —, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., XVIII, 1900, p. 83.
- 108) —, Über erbungleiche Kreuzungen. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., XVIII, 1900, p. 435.

- 109) *de Vries, H.*, Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le maïs. Rev. Gén. de Bot., 1900, XII, p. 129. 1900.
- 110) —, Sur les unités des caractères spécifiques et leur application à l'étude des hybrides. Rev. Gén. de Bot., XII, 1900, p. 257.
- 111) —, Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag. Hamburg 1901.
- 112) —, Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardierungsgesetze. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXI, 1903, p. 45.
- 113) —, Befruchtung und Bastardierung. Vortrag in d. 151. J.-Vers. d. Hol. Gesellsch. d. Wissensch. Leipzig 1903. Veit & Co.
- 114) —, La loi de Mendel et les caractères constants des hybrides. C. R. 1903. 2. février.
- 115) —, Die Mutationstheorie. 2 vols. Leipzig 1901—3. Veit & Co.
- 116) —, Species and Varieties, their Origin by Mutation. Chicago, Open Court Publishing Co. 1905.
- 117) *Wood, T. B.*, Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agri. Sci., Vol. I pt. 3 p. 364.
- 118) *Woods, F. A.*, Mendel's Law and some records in Rabbit breeding. Biometrika, II, 1903, p. 299.
- 119) *Yule, G. Udny*, Mendel's Laws and their probable relations to intra-racial Heredity. New Phytologist, I, 1902, Nos. 9 and 10.

Since this list was made the following important papers have been received: —

- Davenport, C. B.*, Inheritance in Poultry. Carnegie Inst. of Washington. 1906.
Toyama, K., Studies on the Hybridology of Insects. 1. On some Silk-worm crosses with special reference to Mendel's Law of Heredity. Bull. Coll. Agric., Tokyo Imp. University, Vol. VII. 1906.

References to some Cytological papers bearing on phenomena of segregation.

- 120) *Boveri, T.*, Zellenstudien. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.
- 121) *Cannon, W. A.*, Studies in Plant-Hybrids: The Spermatogenesis of Hybrid Cotton. Bull. Torrey Bot. Club, XXX, 1903, p. 133.
- 122) *Doncaster, L.*, On the Maturation of the unfertilized egg, and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (Saw-flies). Quart. Journ. Micros. Sci., XLIX, pt. IV, 1906, p. 561.
- 123) *Gregory, R. P.*, The abortive development of the Pollen in certain Sweet Peas. Proc. Camb. Phil. Soc., 1905, XIII, p. 148.
- 124) *Guyer, M. F.*, Spermatogenesis of Normal and Hybrid Pigeons. Chicago 1900. Diss.
- 125) *Häcker, V.*, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Ztsch. f. Naturwissensch., XXXVII, 1902, p. 297.

- 126) *Häcker, V.*, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrbücher, Sup. VII, 1904, p. 161.
- 127) *Heider, K.*, Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Versamml. d. Naturforscher u. Ärzte. Jena 1906.
- 128) *McClung, C. E.*, The Accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull., III, 1902, p. 43.
- 129) *Rosenberg, O.*, Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1903, XXI, p. 110.
- 130) —, Über die Tetradenteilung eines *Drosera*-Bastardes. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., 1904, XXII, p. 47.
- 131) *Rosenberg, O.*, Über die Reduktionsteilung in *Drosera*. Meddel. f. Stockholms Högsk. Bot. Inst. 1904.
- 132) —, Zur Kenntnis der Reduktionsstellung in Pflanzen. Bot. Notiser. 1905.
- 133) —, Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch., XXIV, 3. 1906.
- 134) *Sutton, W. S.*, On the Morphology of the Chromosome group in *Brachystola magna*. Biol. Bull., IV, 1, 1902, p. 24.
- 135) *Wilson, E. B.*, Mendel's Principles of Heredity and the Maturation of the Germ-cells. Science, Dec. 1902, p. 991.
- 136) —, Studies on Chromosomes. I. The Behavior of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool., II, 3, p. 371. Baltimore 1905.
- 137) —, Studies on Chromosomes. II. The paired Microchromosomes, idiochromosomes and Heterotropic chromosomes in Hemiptera. Ibid., Vol. II, 4. 1905.
- 138) —, Studies on Chromosomes. III. The sexual differences of the Chromosome-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid., III, 1906, No. 1.

Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896.

Von

Friedrich Czapek.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Kapitel I. <i>Einleitung</i>	420
Kapitel II. <i>Allgemeine Stoffwechselphysiologie von Protoplasma und Zelle</i>	424
Kapitel III. <i>Die Mechanik des Stoffaustausches</i>	429
Kapitel IV. <i>Die Mechanik des Gasaustausches</i>	437
Kapitel V. <i>Die Wasserbewegung in der Pflanze</i>	441
	Der Wassertransport in der transpirierenden Pflanze 441
	Die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze 453
	Ausscheidung von flüssigem Wasser 460
Kapitel VI. <i>Die Nährstoffe der Pflanze</i>	466
	Die photosynthetische Kohlensäureassimilation 468
	Die Verarbeitung verschiedener Kohlenstoffverbindungen 478
	Die Assimilation des Stickstoffes 480
	Die Aschenbestandteile der Pflanzen 485
Kapitel VII. <i>Bau- und Betriebsstoffwechsel</i>	489
	Die plastischen Stickstoffverbindungen und ihr Umsatz 489
	im Organismus 489
	Kohlenhydrate und Fette 492
	Die Zellwandsubstanzen 498
	Organische Säuren 500
	Senfölglykoside und Nitrilglykoside 502
	Gerbstoffe 503
	Andere omnizellulär verbreitete cyklische Kohlenstoff- verbindungen 504
	Farbstoffe 504
	Alkaloide 506
	Ätherische Öle und Harze 507
	Die Enzyme 508
	Die Cytotoxine 513

	Seite
Kapitel VIII. <i>Atmung und Gärung</i>	514
Die Sauerstoffatmung	515
Die anaerobe Atmung	519
Die Mechanik der vitalen Oxydationen	522
Die Gärungsvorgänge	526
Kapitel IX. <i>Stoffwanderung</i>	529

Kapitel I.

Einleitung.

Das Gebiet der Ernährungsphysiologie, wie es im 1. Bande des grundlegenden Handbuches, dessen Erscheinungsjahr die Abgrenzung unseres Berichtes bildet: der Pfeffer'schen Pflanzenphysiologie dargestellt wird, und wie es seither in trefflicher Weise auch in dem bekannten Lehrbuche von Jost¹⁾ ausgearbeitet worden ist, umfaßt ein bedeutend weiteres Forschungsterritorium und verfolgt viel ferner liegende Ziele, als das Gebiet der Biochemie der Pflanzen, welches ich kürzlich nach unserem heutigen Wissen und Können zu sichten bemüht war.²⁾ „Biochemie“ ist gleichbedeutend mit Ausnützung der chemischen Methoden zum Nutzen der Physiologie. Sie spielt in den meisten Teilen der Ernährungsphysiologie oder der Lehre vom Stoffwechsel naturgemäß wohl die Hauptrolle, sie kann jedoch derzeit auf nicht wenige fundamentale Probleme der Stoffwechselphysiologie noch nicht angewendet werden, ganz abgesehen davon, daß die Erforschung der Diffusionsvorgänge, der Wasserbewegung und anderer wichtiger ernährungsphysiologischer Fragen vorwiegend der Biophysik angehört. Endlich läßt sich zwischen den beiden Hauptgebieten der Physiologie, zwischen „Stoffwechsel“ und „Kraftwechsel“ keine scharfe Grenze ziehen, so daß die Ernährungsphysiologie auch in dieser Richtung ihre Grenzen weit ausdehnt. Übrigens ist Ostwald³⁾ vollkommen beizustimmen, wenn dieser Forscher den Ausdruck „Stoffwechsel“ für den zu bezeichnenden, für alle Lebewesen so überaus charakteristischen Vorgang nicht für passend hält.

Das Wesen des Protoplasmas und der Zelle bringt es mit sich, daß wir auf die Erforschung des Stoffwechsels nicht nur einseitig chemische und physikalische Methodik anwenden, sondern auch die

¹⁾ L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

²⁾ F. Czapek, Biochemie der Pflanzen. 2 Bände. Jena 1905.

³⁾ W. Ostwald, Vorlesungen über Naturphilosophie (1902), p. 312.

biologischen Methoden im engeren Sinne heranziehen. Dieses vielen Ortes vernachlässigte und doch so wichtige Moment wurde in weit-ausblickender Weise wohl zuerst in Pfeffer's Handbuch der Pflanzen-physiologie gewürdigt; die Abschnitte „Das Wesen der Reizvorgänge“, „Kausalität der Entwicklung und Gestaltung“, „Variation und Erbllichkeit“ besitzen die gleiche Wichtigkeit für die Ernährungsphysiologie wie für die Physiologie der Wachstumserscheinungen und Reizbewegungen.

In Zukunft wird man sich dieser Methodik auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie noch viel mehr zu bedienen haben, als es bisher geschehen ist. Aus morphologischen Studien hervorgegangen, hängt die Lehre von der Variation, Adaption und Vererbung gegenwärtig noch viel zu sehr an den gestaltlichen Differenzierungen der Organismen, als an den stofflichen Eigenschaften. Allgemeine Ergebnisse hat daher die Ernährungsphysiologie auf diesem Gebiete erst sehr spärlich aufzuweisen.

Auf das bisher bezüglich der Variation, Anpassung und Vererbung im Bereiche der Stoffwechselvorgänge gesammelte experimentelle Material kann hier aus Raumrücksichten nicht näher eingegangen werden und ich beabsichtige, eine einschlägige Darstellung anderenorts zu geben. Es möge hier genügen, darauf hinzuweisen, daß Organismen, welche wie die Bakterien auf ein äußerst hohes Maß von Stoffaufnahme und Stoffabgabe gestimmt sind und zugleich wenig zu morphologischen Differenzierungen neigen, in erster Linie geeignet sind, um die in Rede stehenden Fragen zu illustrieren. Bei diesen Organismen ist es genügend bekannt, welche bedeutende Rolle die Stoffwechselvarianten bei der Ausbildung von Farbstoffen, Enzymen, Toxinen spielen, und wie leicht sich in einer Reihe von Fällen pigmentlose Rassen von chromoparen Formen, nicht virulente Rassen von pathogenen Arten erhalten lassen. Auch an die erblichen Differenzen in der Enzymproduktion von Heferassen, z. B. bezüglich der Spaltung von Melibiose durch Unterhefe im Gegensatze zu den obergärigen Brauereihefen, darf erinnert werden. Außerhalb der Bakteriologie und Mykologie hat man sich noch recht wenig um Stoffwechselvarianten gekümmert, soviel Material auch die Praxis der Obstkultur, Gemüsegärtnerei und der landwirtschaftlichen Pflanzenzucht heute bereits zur Verfügung stellt. Am besten gekannt und durch de Vries¹⁾ wissenschaftlich gewürdigt sind die Schwankungen im Saccharosegehalt der Zuckerrübe. Zweifellos folgt auch die „fluktuierende Variation“ auf dem Gebiete des Stoffwechsels dem Quetelet'schen Gesetze, und ein fruchtbares Gebiet werden die Stoffwechsel-Mutanten der ferneren Forschung bieten.

¹⁾ H. de Vries, Mutationstheorie (1901), Bd. I.

Für die Stoffwechsel-Adaptionen stellen die Spaltpilze ein unerschöpflich reiches Material unserer Belehrung zur Verfügung. Von den überraschenden Befunden, die uns in immer neuer Folge zeigen, wie weitgehend sich der Stoffwechsel den Verhältnissen der Umgebung anpassen kann, war der erste die Entdeckung des anaëroben Lebens vieler Spaltpilzformen durch Pasteur (1861). Seither haben wir jedoch sicher erfahren, daß nicht nur die Befähigung zum Leben in sehr sauerstoffarmem oder selbst völlig sauerstofffreiem Medium eine bei Spaltpilzen verbreitete Eigentümlichkeit ist (die übrigens auch von manchen höher organisierten Pflanzen geteilt wird), sondern daß es nicht wenige direkt sauerstofffeindliche Bakterienformen gibt, welche höchstens minimalen Sauerstoffpartiärdruck vertragen. Jene seit Liborius (1886) als „obligat anaërob“ bezeichneten Spaltpilze würde man besser als „aërophobe Bakterien“ charakterisieren. Winogradsky hat gezeigt, daß die salpeterbildenden Mikroben des Ackerbodens die auffällige Eigentümlichkeit besitzen, schon durch relativ sehr niedrigen Gehalt des Substrates an organischen Stoffen im Wachstum gehemmt zu werden. Schon $\frac{1}{4}$ Prozent Glukose sistiert das Wachstum der Nitrosomonaden. Es dürfte erwartet werden, daß ähnliche Vorkommnisse in nährstoffarmen Substraten, so bei den Bakterien, welche reines Quellwasser bewohnen, noch aufzudecken wären. Diese Vermutung wurde in der Tat durch die Untersuchungen, welche E. Kohn¹⁾ auf meine Veranlassung ausgeführt hat, bestätigt. Nicht wenige von den Bakterienarten, die an organischen Stoffen armes Wasser bewohnen, werden schon durch 3—5proz. Glukose sehr merklich in ihrem Wachstum gehemmt und zeigen mithin dieselbe Erscheinung wie die Salpeterbakterien, wenngleich in schwächerem Maße. Es lassen sich die quantitativ differenten Anpassungen an ein zuckerarmes Nährsubstrat als „Saccharophobie“ zusammenfassen und der „Aërophobie“ als interessantes Gegenstück beigesellen. Die Salpeterbakterien sind aber gleichzeitig wichtig als instruktives Beispiel der Energiebeschaffung aus anorganischem Material bei Bakterien: Vorgänge, die wir bisher nur von Spaltpilzen kennen. Wie hier die Oxydation von Ammoniak zu Nitrit und Nitrat die Verarmung von Zucker in ihrem Effekte vollwertig ersetzt, so ist es in weiteren Fällen die Oxydation von Schwefelwasserstoff und Schwefel, von Ferrokarbonat zu Eisenoxysalz, die uns wirksam vor Augen führen, wie weitgehend die bakterielle Atmung Adaptionen an anorganisches Material zeigen kann.

Die Vererbungsphänomene auf ernährungsphysiologischem Gebiete lassen sich an Spaltpilzen gleichfalls sehr anschaulich vorführen, um so mehr, als in relativ kurzer Zeit Tausende von Generationen im

¹⁾ E. Kohn, Centr. f. Bakt. (II), Bd. 15 Nr. 22/23 (1905).

Versuche an uns hier vorüberziehen, was wir anderwärts im Organismenreiche unmöglich realisieren können. In der Tat haben bereits die bakteriellen Stoffwechselprozesse in der Diskussion über die Vererbung erworbener Eigenschaften eine bedeutsame Rolle gespielt. Wenn man von vielen beachtenswerten Seiten die Ansicht vertreten findet, daß die bei *Bacillus prodigiosus* durch äußere Einflüsse leicht hervorzurufende und durch zahlreiche Generationen hindurch beibehaltene Pigmentlosigkeit einen sicheren Fall von „Vererbung erworbener Eigenschaften“ bedeutet, so möchte ich demgegenüber die Meinung von Detto¹⁾ akzeptieren, welcher in dem erblichen Pigmentverluste von *Bacillus prodigiosus* für sich allein noch keinen sicheren Fall der Vererbung erworbener Charaktere sieht, sondern mit Recht betont, daß in diesem Falle wie in ähnlichen Vorkommnissen doch nur vorübergehende Abweichungen von der Ausgangsform gegeben sind und Rückschläge unfehlbar eintreten. Ich ziehe es daher vor, hier von „Pseudovererbung“ zu sprechen, und nicht von echter Erbllichkeit erworbener Charaktere. Immerhin bedeutet dieser Vorbehalt keine Ablehnung der Ansicht, daß erworbene Merkmale tatsächlich vererbt werden können. Echte Vererbung und Pseudovererbung sind ja doch nur graduell verschieden und wir können als „echte Vererbung“ eben nur solche festgehaltene Charaktere bezeichnen, welche in einem menschlicher Forschung zugänglichen Zeitabschnitte keine Veränderung erleiden. Wir müssen hierbei einräumen, daß einem Wesen von ewiger Existenzdauer auch jene „echten Vererbungen“ den Eindruck vorübergehender Veränderungen hervorrufen würden, bei denen wir nach menschlichem Zeitmaße Anfang und Ende nicht feststellen können.

Noch viel zu wenig ausgenützt sind die Bakterien und die hierzu gleichfalls sehr geeigneten saprophytischen Pilze zum Studium der für uns so lehrreichen Korrelationen und Regulationen des Stoffwechsels. Die regulatorische Beeinflussung der Enzyymbildung bei Pilzen²⁾ durch die Zusammensetzung des Substrates ist der am besten bekannte einschlägige Prozeß. Zu den vielen in der citierten Literatur angeführten Fällen zähle ich auch die von mir³⁾ beobachtete Ausbildung von holzzersetzenden Enzymen (Hadromase) durch *Penicillium glaucum*, indem es nach meinem Dafürhalten keinem Zweifel unterliegt, daß auf feuchtem Holze nur eine Mehrproduktion des Enzyms, nicht aber eine Neuausbildung von enzymatischen Substanzen, die sonst nicht vorkommen, vorliegt. Von dem bisher kaum in An-

¹⁾ C. Detto, Theorie der direkten Anpassung (1904), p. 97 ff.

²⁾ Lit. ist citiert bei: E. Duclaux, Traité de Microbiolog., Tom. II p. 84 (1899). — W. Benecke, Lafars Handb. d. techn. Mykologie, Bd. I p. 363 (1905). — F. Czapek, Biochemie d. Pfl., Bd. I p. 80 (1905).

³⁾ Czapek, Bericht. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 17 (1899) p. 166.

griff genommenen Studium der korrelativen Verknüpfung von Stoffwechsellerscheinungen, für das gleichfalls Bakterien und Pilze als geeignetes Material prädestiniert sind, erwarte ich sehr viel für die Aufklärung der Hauptprobleme der Ernährungsphysiologie. Hierbei ist festzuhalten, daß auch bei den Anpassungen voraussichtlich regulative Prozesse und korrelative Verknüpfungen eine wichtige Rolle spielen.

Wenn ich schließlich der Auslösungserscheinungen und Reizerfolge auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie als Feld der neueren Forschungsmethodik gedenke, so darf ich die Darstellung der chemischen Reizwirkungen in meiner „Biochemie der Pflanzen“ (Bd. II p. 882) heranziehen, wie ich ja im Verlaufe der folgenden Darlegungen im Interesse der notwendigen Kürze oft auf die in jenem Buche gebotenen Detailübersichten und Literaturcitate verweisen müssen.

Kapitel II.

Allgemeine Stoffwechselphysiologie von Protoplasma und Zelle.

Der Stoffwechsel der Organismen besteht nicht allein in der steten Erzeugung und Umwandlung der in den Zellen bzw. deren Protoplasma enthaltenen Substanzen, sondern ebenso sehr in dem ununterbrochenen Austausch von Stoffen mit der Umgebung, der ja so ungemein bezeichnend ist für jedes lebende Wesen. Diese Wechselwirkung mit der Umgebung ist im allgemeinen um so lebhafter, je reger die Lebensfunktionen sich abspielen, und ebenso wie der tierische Winterschlaf dem Zoophysiologen ein treffendes Beispiel von temporärer quantitativer Herabsetzung der Stoffwechseltätigkeit vor Augen führt, sind auf botanischem Gebiete die bis auf minimale Beträge herabgesunkenen Atmungsprozesse von ruhenden Samen oder ausgetrockneten Moosen und Flechten hierfür gute Belege. Doch ist das quantitative Maß des Stoffaustausches mit der Umgebung durchaus nicht bei allen Pflanzen im Zustande der lebhaften Vegetation das gleiche. Die Bakterien, wie auch die saprophytischen Pilze setzen zum Betriebe ihrer Lebenstätigkeit im Vergleiche zu den höheren Pflanzen enorme Substanzmengen um. Dieses Verhältnis findet einen Ausdruck in der geringen Zellgröße und raschen Zellteilung der Spaltpilze, wodurch eine im Bezug auf die Gesamtmasse der Bakterienvegetation möglichst große Oberfläche gebildet wird. Von der Größe der Kontaktfläche mit dem Substrate wird aber unter sonst gleichen Bedingungen die

Intensität der Aufnahme und Abgabe von Stoffen aus dem Medium in erster Linie abhängen. Übrigens wird das quantitative Maß des Stoffwechsels auch von der Art und Weise der Stoffverarbeitung bestimmt. So verbraucht die auf Alkoholgärung des Traubenzuckers angewiesene Hefe bei Erzielung eines bestimmten Energieaufwandes ein bedeutendes Vielfaches jener Zuckermenge, welche bei völliger Verbrennung der Glukose zu CO_2 und H_2O erforderlich ist. Ebenso müssen die Salpeter zerstörenden Bakterien sehr beträchtliche Mengen von KNO_3 unter Stickstoffentwicklung zerstören, um relativ kleinen Energiegewinn zu erzielen.

Gewiß werden auch die in der Zelle vorhandenen, im Dienste des Stoffaustausches stehenden Einrichtungen dem quantitativen Stoffwechselmaße entsprechend ausgebildet sein. Leider wissen wir über die dem Organismus zur Verfügung stehenden einschlägigen Apparate noch nicht einmal das Notdürftigste. Dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung dienend würden Schaumstrukturen und „wabiger Aufbau“ des Protoplasmas sein. Diese bekanntlich von Bütschli¹⁾ auf Grund mikroskopischer Befunde an Zellprotoplasma und unbelebten Gallerten vertretene Auffassung vom Aufbau des Protoplasten hat bis in die jüngste Zeit seitens der bedeutendsten Biologen und Chemiker eine beifällige Aufnahme erfahren²⁾ und auch durch weitere biologische Beobachtungen³⁾ neue Stützen erhalten, während A. Fischer⁴⁾ ihre Begründung durch strenge Kritik der bisherigen Resultate zu erschüttern suchte. Zur Orientierung, inwieweit sich die exakte chemische Forschung derlei Vorstellungen bedienen kann, mag vor allem der schöne Vortrag von F. Hofmeister über die chemische Organisation der Zelle dienen.

Allerdings scheint in den letzten Jahren die Frage nach der Wabenstruktur des Protoplasmas an Aktualität eingebüßt zu haben, indem man sich mit Recht auf chemischer und biologischer Seite auf die physiko-chemische Erforschung des kolloiden Zustandes unorganischer und organischer Stoffe verlegt hat: Bemühungen, welche erhoffen lassen, daß unsere Vorstellungen über die Plasmasubstanzen und ihre physikalischen Eigenschaften wesentlich klären werden.

¹⁾ Neuere Arbeiten Bütschli's: Untersuchungen über Strukturen usw. Jena 1899; Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 11 p. 499 (1901); Sitzungsber. Akad. München, Bd. 33 p. 215 (1903).

²⁾ Vgl. besonders J. Hofmeister, Die chemische Organisation der Zelle, Braunschweig 1901. — W. Ostwald, Zeitschr. physik. Chemie, Bd. 28 p. 574 (1899). — L. Rhumbler, Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. I p. 279; Bd. II p. 183 (1902).

³⁾ z. B. E. Crato, Cohns Beiträge z. Biol. d. Pfl., Bd. 7 Heft 3 (1896) p. 407. — A. Degen, Botan. Ztg., 1905, Abt. 1 p. 202.

⁴⁾ A. Fischer, Fixierung, Färbung u. Bau des Protoplasmas, Jena 1899. Arch. f. Entwicklungsmechan., Bd. 13, 1. u. 2. Heft (1901).

Zweck und Raum dieser Darstellung gestatten es uns hier nicht, in extenso die rein chemischen Untersuchungen über unorganische und organische Kolloide wiederzugeben; das wesentliche findet sich, soweit die Biologie es benötigt, in meiner „Biochemie der Pflanzen“ referiert.¹⁾ Die Tatsache, daß die kolloiden Stoffe in den Lebewesen eine Verbreitung besitzen, wie sie auch nicht im entferntesten sonst in der Natur zu finden ist, verleitet viel zu leicht zur Statuierung eines prinzipiellen Gegensatzes zwischen „kristalloiden“ und „kolloiden“ Materien und zur Annahme einer Sonderstellung der letzteren in der Organismenwelt. Neuere Erfahrungen der Chemie fordern jedoch immerhin zur Vorsicht auf und es erscheint nicht ausgeschlossen, daß eine große Anzahl echter „Kristalloide“ unter bestimmten Verhältnissen typisch kolloidale Zustände zeigt. Andererseits kennt man seit längerer Zeit bei gewissen Stoffen alle Zwischenstufen zwischen kolloiden und echten Lösungen. Die Physiologie dürfte im Anschlusse hieran zu erwägen haben, ob nicht in dem Protoplasma der Zelle bestimmte Vorbedingungen vorhanden sind, welche die Entstehung kolloider Zustände erleichtern. Es ist aber gewiß nicht außer acht zu lassen, daß bei der Entstehung der kolloiden Lösungen die Mitbeteiligung des Lösungsmittels an dem „Sol“ eine erhebliche Bedeutung besitzt. Bei den Untersuchungen über die Gleichgewichtsercheinungen und Zustandsänderungen an Kolloidlösungen und Gallerten ist man von jeder unbewiesenen Hypothese über den molekularen Aufbau der Kolloide völlig unabhängig und alle experimentellen Erfahrungen über die Einwirkungen von Salzen auf Kolloidlösungen, über Ausflockung von Kolloiden untereinander, über die Beziehungen dieser Erscheinungen zu den elektrischen Eigenschaften der Salz-Ionen und Kolloide sind in ihren zahlreichen Nutzenwendungen auf die Physiologie des Zellplasmas ein bleibender Gewinn für die Biologie geworden.

Die schönen Versuche von Siedentopf und Zsigmondy, welche zur Konstruktion des Ultramikroskops geführt haben, waren der Anstoß zur genauen optischen Untersuchung der Kolloide. Es ist bekannt, daß in den letzten Jahren sich mehrere Forscher, wie Raehlmann²⁾, Michaelis³⁾, auf botanischem Gebiete Gaidukov⁴⁾ bemüht haben,

¹⁾ l. c. Bd. I p. 24 ff. (1905). Neuere Sammelberichte: Hamburger, Osmot. Druck und Ionen, Bd. III. — A. Lottermoser, Zeitschr. f. angewand. Chem., Bd. 19 p. 369 (1906). — H. Aron, Über organ. Kolloide. Biochem. Centralbl., Bd. IV Nr. 17/18 (1905).

²⁾ E. Raehlmann, Münch. med. Wochenschr. 1904 p. 58; Berlin. klin. Wochenschrift, 1904, p. 186; Physikal. Zeitschr., Bd. 4 p. 884 (1904); Pflüg. Arch., Bd. 112 p. 128 (1906).

³⁾ L. Michaelis, Deutsch. med. Wochenschr., 1904, p. 1535; Virchows Arch. Bd. 179 p. 195 (1905); Zeitschr. f. angew. Chem., Bd. 19 p. 948 (1906).

⁴⁾ Gaidukov, Bericht Deutsch. bot. Ges., 1906, p. 107, 155, 192.

das Ultramikroskop zur Erforschung des Aufbaues des Zellprotoplasmas heranzuziehen. Allgemeinere Ergebnisse sind durch diese interessante, jedoch sehr kritisch zu handhabende Methodik noch nicht erzielt worden und man ist nicht darüber orientiert, welche Bedeutung etwa den ultramikroskopischen, nach Art von Protozoen sich bewegendenden Körperchen, die Raehlmann im Blute, Gaidukov in pflanzlichen Gewebesäften fand oder den „Ultramikronen“ Gaidukov's eigen ist. Verzeichnet sei die interessante Feststellung Gaidukov's, daß die Zellwände CO_2 -assimilierender Pflanzenorgane optisch leer sind, wogegen die Zellwände der Bakterien und Pilze, die dem Lichtdurchtritt gegenüber offenbar andere Funktionen besitzen, eine große Menge lichtreflektierender Teilchen enthalten. Derzeit kann man über die Tragweite der ultramikroskopischen Methodik in der Physiologie noch kein Urteil abgeben.

Wenn wir auf die Ausbildung physiologisch differenter Organe im Zellprotoplasma und die Arbeitsteilung im Protoplasten übergehen, so haben wir zunächst die Wechselbeziehungen zwischen Zellkern und Cytoplasma und den anschließenden Fragenkomplex hinsichtlich der Funktionen des Zellkerns Revue passieren zu lassen. Der Charakterzug der neueren Zellforschung, die frühere Meinung von der dominierenden Bedeutung des Zellkernes bei allen Prozessen, die sich im Zelleben abspielen, stark zu korrigieren, besteht weiter, und man begegnet ersten Bedenken selbst hinsichtlich der Bedeutung des Zellkernes als „Organ der Vererbung“ bei der Zerteilung der Zellen und beim Befruchtungsvorgange. Die einschlägigen Untersuchungen liegen größtenteils auf dem Gebiete der Morphologie und der Reizphysiologie und gehören nicht in den Rahmen unserer Darstellung. Von besonderem Interesse für die Ernährungsphysiologie waren die Erfahrungen über künstliche Parthenogenesis unbefruchteter Eizellen durch chemische Reizstoffe, welche vor allem durch J. Loeb¹⁾ auf zoophysiologischem Gebiete gesammelt wurden. Es ist eine durchaus begründete Erwartung, daß auch bei Pflanzen, z. B. bei Fucaceen-Eiern, sich verwandte Verhältnisse bezüglich der künstlichen Parthenogenesis und der Vermittlung von Bastardbefruchtungen durch chemische Reize (Ionenwirkungen) in künftigen Untersuchungen herausstellen werden. Sollten sich die bisherigen Erfahrungen über die Substitution von Wechselwirkungen zwischen Kern und Cytoplasma durch chemische Reizwirkungen verallgemeinern lassen, so wäre immerhin ein wesentlicher Fortschritt auf dem Gebiete der allgemeinen Zellphysiologie erzielt.

¹⁾ Vgl. J. Loeb, Pflüg. Arch., Bd. 99 p. 323 (1903); Bd. 103 p. 257 (1904); Zeitschr. f. Biochem., Bd. 1 p. 183 (1906); Vorlesungen über d. Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.

Im übrigen sind auf dem Gebiete der Protoplasmaphysiologie auch in neuester Zeit recht wenige Fortschritte zu verzeichnen. Von einer Studie von Sosnowski¹⁾ über die Plasmachemie des *Paramecium caudatum* abgesehen, ist eine eingehende Analyse größerer Plasmaquantitäten in neuerer Zeit nicht wieder vorgenommen worden. Wie dankenswert es wäre, die chemischen Charaktere der hochzusammengesetzten Proteide des Protoplasmas, der „Protoplasmide“, wie sie Etard²⁾ genannt hat, in einer Reihe von Fällen zu untersuchen, braucht erst nicht gesagt zu werden. Als Vorläufer solcher Untersuchungen über „Organeiweiß“ kann z. B. die Arbeit Pohl's³⁾ über ein Plasmid der Säugetierleber angesehen werden. Aber selbst über den Anteil, welchen Nukleoproteide bei dem Aufbau pflanzlicher Protoplasten nehmen, hat man so gut wie gar keine Kenntnis, und wichtige Typen von Eiweißstoffen, wie die Protamine und Histone, welche den Pflanzen kaum ganz fehlen dürften, bleiben auf pflanzenphysiologischem Gebiete noch aufzufinden. Die so mangelhafte Kenntnis über die konstituierenden Stoffe des Protoplasten muß natürlich die Unsicherheit unserer Vorstellungen über die Plasmastrukturen und über die fundamentalen Lebenserscheinungen des Protoplasmas auf das höchste Maß steigern. Nachahmungen von amöboider Bewegung, von Centrosphärenbildungen, von karyokinetischen Figuren an unbelebten Stoffen, können uns heute, so interessant solche Erfahrungen an sich sind, wenig über Zustandekommen und Bedeutung der in Frage stehenden Erscheinungen im lebenden Protoplasma lehren. Dabei kann man immerhin einräumen, daß die merkwürdigen Phänomene an „weichen Kristallen“, wie sie uns Lehmann⁴⁾ in jüngster Zeit hinsichtlich des Zusammenfließens und der Teilung solcher Gebilde vorgeführt hat, sehr wohl geeignet sind, um die experimentelle Bearbeitung ähnlich aussehender Vorgänge an lebendem Protoplasma einzuleiten.

Theoretisch genommen ist es aber bereits als ein durch die Chemie der Kolloide unstreitig gewonnener Fortschritt zu bezeichnen, wenn man die Biochemie des Protoplasmas heute ganz unabhängig von unbeweisbaren molekulartheoretischen Vorstellungen, wozu auch die lange Zeit in der Pflanzenphysiologie herrschende Mizellarhypothese von Nägeli gehört, entwickeln kann. In diesem Sinne ist meine ausführliche Darstellung in der „Biochemie der Pflanzen“ (Bd. I) abgefaßt, auf welche ich im übrigen verweise. Derselbe Gewinn

¹⁾ J. Sosnowski, Centralbl. f. Physiol., Bd. XIII p. 267 (1899).

²⁾ A. Etard, Annal. Inst. Pasteur, T. 15 p. 398 (1901); T. 17 p. 74 (1903).

³⁾ J. Pohl, Hofmeister's Beitr. z. chem. Phys., Bd. 7 p. 381 (1905).

⁴⁾ O. Lehmann, Chem. Ztg., Bd. 30 p. 1; Annal. d. Physik (4), Bd. 19 p. 22; ib., Bd. 20 p. 77; Archiv f. Entwicklungsmech., 1906.

erstreckt sich natürlich auch auf Spezialgebiete, wie die Lehre vom Aufbau der Zellhaut und der Stärkekörner, bei der früher gleichfalls die Mizellartheorie die dominierende Rolle spielte.

Kapitel III.

Die Mechanik des Stoffaustausches.

Der die Mechanik des Stoffaustausches regierende Vorgang der Diosmose durch die Plasmahaut der lebenden Zellen hat durch die Methodik der modernen allgemeinen Chemie eine Förderung erfahren, wie wenige andere Abschnitte der Ernährungsphysiologie. Hierbei spielten zwei mit Erfolg betretene Forschungsgebiete eine bedeutende Rolle. Dies war einmal die Erkenntnis, daß der Einfluß der diosmotisch wirksamen Membran im wesentlichen auf Lösungsprozessen der diffundierenden Stoffe in der Membran beruht, zum anderen aber auch die Chemie der Kolloide, welche angesichts der Tatsache, daß die diosmotisch wirksamen Trennungsmembranen im Organismus eben Kolloidhäutchen sind, in einer Anzahl von wichtigen Fragen über Diffusionserscheinungen an lebenden Zellen das entscheidende Wort spricht.

Eine wertvolle zusammenfassende Darstellung aller dieser Verhältnisse verdanken wir Höber.¹⁾ Neben den mehrfach auch sonst gegebenen Übersichten von zoophysiolgischem Standpunkte aus mag ferner die kurze Darlegung in meiner „Biochemie der Pflanzen“ (Bd. I § 3) genannt werden, welche auf die pflanzlichen Untersuchungsobjekte besondere Rücksicht nimmt.

Die den Stoffaustausch regulierenden kolloiden Plasmahäute gehören, indem dieselben manche Stoffe zurückhalten, andere hingegen passieren lassen, zu den „semipermeablen“ Membranen. Eine Reihe neuerer Forschungen, von denen die Arbeiten von Rysselberghe²⁾, Nathansohn³⁾ und Wächter⁴⁾ namhaft zu machen sind, haben dafür Beweise erbracht, daß die diosmotischen Eigenschaften verschiedener Organe (Algenhalli, Reservestoffbehälter) durch äußere Einflüsse abgeändert werden können, so daß wir von Regulationen

¹⁾ R. Höber, Physikal. Chemie der Zelle (1902).

²⁾ Van Rysselberghe, Mém. publ. par l'Acad. roy. Bruxelles 1899.

³⁾ A. Nathansohn, Jahrb. wissensch. Botan., Bd. 38 p. 241 (1902); Bd. 39 p. 638 (1904).

⁴⁾ W. Wächter, Jahrb. wiss. Bot., Bd. 40 p. 403 (1904).

der diosmotischen Eigenschaften der Plasmahaut sprechen können. Wenn wir auch weit entfernt davon sind, diese Regulationsvorgänge zu verstehen, so gibt es immerhin auf physikochemischem Gebiete eine Reihe von Tatsachen, welche zur Anwendung auf das biologische Problem auffordern. Schon bald nach der ersten Untersuchung, welche uns unstreitig den richtigen Weg zum Verständnis der Semipermeabilität tierischer und pflanzlicher Membranen eröffnet hat (Nernst, 1890), machte F. Hofmeister¹⁾ darauf aufmerksam, wie sehr Aufnahme von Salzlösungen durch quellende Leimplatten die osmotischen Qualitäten dieser Gallerten beeinflusst. Wir finden später in der ausgezeichneten Untersuchungsreihe Overton's einen neuen Hinweis in dieser Richtung.²⁾ Lebende Wurzelhaare von *Hydrocharis* lassen 7.5proz. Rohrzuckerlösung so wenig durch die Plasmahaut passieren, daß Plasmolyse erfolgt. Hatte jedoch Overton diese Saccharoselösung vorher zu 3 Proz. mit Methylalkohol versetzt, so ließen die Plasmahäute, ohne daß sie eine Schädigung durch den Methylalkohol aufzuweisen gehabt hätten, die Lösung leicht hindurchpassieren und es trat keine Plasmolyse ein. Offenbar liegt die Sache so, daß sich Rohrzucker im System Plasmakolloid + Wasser + Methylalkohol leichter löst, als im System Plasmakolloid + Wasser, wodurch in ersterem Falle das Passieren der Membran ermöglicht wird. Während die Versuche Hofmeister's höchst wirksam die Wichtigkeit des Verteilungssatzes für die Speicherung eines Stoffes aus der umgebenden Lösung in Gallerten demonstrieren, kann der Versuch Overton's als Hinweis dienen, wie sehr man berechtigt ist, die Semipermeabilität der Plasmahaut in letzter Linie auf Lösungsqualitäten zurückzuführen. Das Schema des grundlegenden Versuches von Nernst kann uns demnach als Bild der Diosmose durch eine Plasmahaut dienen, soweit die selbstregulierenden Fähigkeiten des Protoplasma nicht in Betracht kommen. Overton³⁾ hat die fundamentale Auffassung der Plasmahautpermeabilität als Lösungsaffinitäten der Plasmakolloide durch eine Reihe trefflicher Experimentaluntersuchungen unterstützt und viele wichtige Tatsachen als Basis weiterer Forschungen zutage gefördert. Indem der genannte Forscher systematisch die Durchlässigkeit der Plasmahaut für sämtliche Gruppen von Kohlenstoffverbindungen an geeigneten Versuchsobjekten prüfte, gelang es ihm nachzuweisen, daß vor allem fettlösliche Stoffe (lipoidlösliche Substanzen) die Plasmahaut leicht passieren. Am raschesten

¹⁾ Fr. Hofmeister, Arch. exper. Pathol., Bd. 28 p. 210 (1891).

²⁾ E. Overton, Vierteljahrshr. naturf. Ges. Zürich, Bd. 40 p. 1 (1895).

³⁾ E. Overton, Vierteljahrshr. naturf. Ges. Zürich, Bd. 40 p. 1 (1895); Bd. 44 p. 88 (1899); Zeitschr. f. physikal. Chem., Bd. 22 p. 189 (1897); Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 34 p. 669 (1900); Studien üb. Narkose, Jena 1901; Pflüg. Arch., Bd. 92 p. 115 (1902).

diffundieren die einwertigen Alkohole, die Aldehyde und Ketone, die Ester der einwertigen Säuren, und auch die Alkaloide. Glykole und Amide treten langsamer in das Innere der Zelle ein, Glyzerin und Erythrit noch träger. Am wenigsten läßt die Plasmahaut aber die Hexite und Hexosen, die Aminosäuren, sowie die Salze organischer Säuren passieren. Schlagend wird insbesondere das Gesetz der Lipoiddiffusion dadurch bewiesen, daß die Plasmahaut die wasserlöslichen Sulfonsäuren vieler organischer Farbstoffe nicht passieren läßt, während die fettlöslichen Stammfarbstoffe leicht in die Zelle eindringen. Es gewähren diese Resultate ein gewisses Recht, auf die lipoide Natur der Plasmahautkolloide zu schließen, wenn man auch noch abzuwarten hat, ob es wirklich lecithinartige und cholesterinartige Stoffe sind, welche bei der Diffusion durch die Plasmahaut die bedeutungsvolle Rolle spielen. Overton's experimentelle Studien haben bereits eine Reihe wichtiger Konsequenzen gehabt. Wir wissen seither, warum Chloroform, Äther und andere Narkotika so leicht aufgenommen werden und im tierischen Organismus gerade auf das an Lipoiden reiche Centralnervensystem wirken; warum die lipoidlöslichen Pflanzenbasen, wie Nikotin, Morphin u. a. so schnell toxisch wirken; warum das fettlösliche Quecksilberchlorid gleichfalls so energische Effekte ausübt. Der Overton'schen Auffassung gegenüber scheint mir die theoretische Formulierung von Traube¹⁾, wonach nicht die Lipoidlöslichkeit, sondern die Differenz der Oberflächenspannungen, der sog. „Oberflächendruck“ die eigentliche Ursache des Eindringens der Stoffe in die Zelle wäre, nicht den Vorzug zu verdienen. Übrigens decken sich in dem zugrunde liegenden Tatsachenmaterial beide Theorien vollständig.

Wenn auch mit den dargelegten Erfahrungen die komplizierten Verhältnisse der Diosmose durch die Plasmahaut noch lange keine erschöpfende Erklärung finden und meiner Ansicht nach die Theorie von der Lipoidnatur der Plasmahaut nicht imstande ist, alle bekannten Erscheinungen der Osmose an lebenden Zellen zu bewältigen, so stehen wir doch heute auf einem ungleich mehr gesicherten Boden mit unseren Ansichten als etwa noch vor 10 Jahren. Alle molekular-mechanischen Diffusionstheorien, wie die 1867 durch M. Traube aufgestellte „Siebtheorie“ sind gänzlich entbehrlich geworden, speziell die genannte Theorie vollständig widerlegt. Zu denjenigen Punkten, die noch nicht hinreichend geklärt sind, zähle ich den Durchtritt von Elektrolyten, von Salz-Ionen, durch die Plasmahaut. In den Versuchen Overton's konnte kein merkliches Hindurchtreten von Elektrolyten durch die

¹⁾ J. Traube, Pflüg. Arch., Bd. 105 p. 541 (1904); Ber. d. Deutsch. physikal. Ges., 1904, p. 326; Archiv f. [Anat. u.] Physiol., 1905, p. 228. Einwände bei Török, Centr. f. Physiol., 1906, p. 206.

intakte Hyaloplasmahaut sichergestellt werden. Hingegen hat Nathansohn in seinen citierten Untersuchungen über die Salzdifffusion bei Codium eine nachweislich regulatorisch lenkbare Osmose von Salzen konstatiert; hierbei dürfte es sich wohl kaum nur um nicht dissoziierte Salzmoekel gehandelt haben. Höber (l. c. p. 112) meint, daß die Retention der Ionen vor der Plasmahaut darauf beruhen könnte, daß die Kolloide der Plasmamembran als Lösungsmittel eine gegenüber der dissoziierenden Kraft des Wassers geringe Ionisierungsfähigkeit besitzen. Jedenfalls fordern alle diese Kontroversen dazu auf, die Grenzen der nachweisbar vorhandenen Regulierbarkeit der osmotischen Qualitäten der Plasmahaut umfassend experimentell zu prüfen. Hierbei werden voraussichtlich die neueren kolloidchemischen Forschungen eine höchst bedeutungsvolle Rolle spielen.

So gut wie unbekannt sind endlich auch die Ursachen, warum die Plasmahaut beim Abtöten ihre charakteristischen Qualitäten verliert. Strukturveränderungen ließen sich bisher nicht mit dem Tode der Plasmahaut sicherstellen.

Eine ebenso große Rolle wie bei der Stoffaufnahme in die lebende Zelle spielen die Löslichkeitsverhältnisse und Lösungsfähigkeiten bei der Anhäufung von Substanzen im Zellinnern. Die so häufig stattfindende Stoffspeicherung aus einem umgebenden Medium muß unter gleichbleibenden Bedingungen in dem Verhältnisse wachsen, in welchem die im äußeren Medium gelösten Stoffe in den Zellsubstanzen besser löslich sind, als in der umgebenden Flüssigkeit.

Mit anderen Worten: es spielt auch hier der „Teilungskoeffizient“ des gelösten Stoffes eine hervorragende Rolle. Schlagend wird dieses Verhältnis illustriert durch die Untersuchungen von Scheurlen, Spiro und Bruns (vgl. Biochemie, Bd. II p. 897) über den Einfluß von Salzen auf die Giftigkeit von Karbolsäure. Wenn man eine Phenollösung so weit verdünnt, daß sie für Milzbrandbazillen unschädlich wird, so gewinnt diese Lösung kräftig toxische Wirkungen, wenn man genügend Kochsalz hinzusetzt. Karbolsäure ist in Salzlösungen weniger löslich als in reinem Wasser. Bei Gegenwart von Bakterien muß daher die Karbolsäuremenge, welche nach dem Teilungssatze in den Bakterienzellsubstanzen gelöst wird, um so größer sein, je mehr Chlornatrium zur äußeren Lösung zugesetzt wird. Es müssen aber auch alle Phenol aussalzenden Stoffe ebenso wirken wie das Kochsalz.

Analoge Effekte müssen sich natürlich auch im Innern des Organismus bei der Stoffwanderung und bei dem Zuströmen gewisser Stoffe aus einem Organ in ein anderes äußern, wenn wir voraussetzen, daß in dem Ziele der Stromrichtung Lösungsmedien existieren, in denen die zuströmenden Stoffe leichter löslich sind, als in den weiter ab gebotenen Zellsubstanzen. Dem seit langer Zeit in seiner Be-

deutung für die Stoffspeicherung gewürdigten Momente, daß lokaler Stoffverbrauch den Anstoß zu verstärkter Zuwanderung abgibt, und auch Speicherung immer dann eintreten muß, wenn sich das zuströmende Material in unlöslicher Form ablagert, läßt sich als verwandtes Moment beifügen, daß auch Umwandlung eines Stoffes in Substanzen von geringerer osmotischer Wirksamkeit den Anstoß zu Speicherung des Umwandlungsproduktes geben muß. So suchte Maquenne¹⁾ die Speicherung des Rohrzuckers in der Zuckerrübe durch Zufuhr von Trauben- und Fruchtzucker und Kondensation des Invertzuckers zu Disaccharid verständlich zu machen. Bei allen vitalen Diffusionsvorgängen muß weiter die Geschwindigkeit der diffundierenden Stoffe eine bedeutsame Rolle spielen. Während man bis vor kurzem der Meinung huldigte, daß kolloide Medien auf die Diffusionsgeschwindigkeit keinen Einfluß haben, sind in jüngster Zeit mehrere Forscher: Bechhold und Ziegler²⁾, Leduc³⁾, Kurt Meyer⁴⁾ und Nell⁵⁾ zur Überzeugung gekommen, daß gallertige Medien die Diffusionsgeschwindigkeit gelöster Stoffe tatsächlich vermindern. Man darf daher die kolloiden Stoffe der Zelle bei der Beurteilung der Diffusionsverhältnisse nicht außer acht lassen.

Für den in den Zellen herrschenden osmotischen Druck sind alle jene gelösten Stoffe verantwortlich zu machen, welche durch die Plasmahaut nicht exosmosieren können. Dieses Substanzengemenge muß natürlich nach Alter, Funktion und nach den Lebensbedingungen der Zelle variabel sein, und vielleicht sind auch bei den so häufig konstatierten regulatorischen Schwankungen des Zellturnors gesetzmäßige Neubildungen oder Mehrbildungen von osmotisch wirksamen Stoffen im Spiele. Für die regulatorische Turgorsteigerung, welche Schimmelpilze bei Kultur auf hochkonzentrierten Zuckerlösungen in Erscheinung treten lassen, hat Heinsius von Mayenburg⁶⁾ die Produktion von leicht oxydablen säureartigen Stoffen, die in die Nähe der Kohlenhydrate gehören, als wirksamen Faktor wahrscheinlich gemacht. Sonst ist übrigens über die osmotisch wirksamen Zellsubstanzen keine neuere Untersuchung angestellt worden.

Die Bestimmung der Höhe des osmotischen Druckes von Zellen ist von so weitgehendem Interesse und so großer Wichtigkeit, daß auch für jene Fälle, in denen die bequeme plasmolytische Methode nicht anwendbar ist, Mittel und Wege gefunden werden müssen, um die osmotische Druckhöhe zu bestimmen. Hierzu bietet die moderne

¹⁾ L. Maquenne, Compt. rend., T. 121 p. 834 (1896).

²⁾ H. Bechhold u. L. Ziegler, Zeitschr. physikal. Chem., Bd. 56 p. 105 (1906).

³⁾ St. Leduc, Ber. physikal. Gesellsch., 1905, p. 352.

⁴⁾ K. Meyer, Hofmeist. Beitr., Bd. 7 p. 392 (1905).

⁵⁾ P. Nell, Annal. d. Physik (4), Bd. 18 p. 323 (1905).

⁶⁾ O. Heinsius v. Mayenburg, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 36 p. 381 (1901).

physikalische Chemie vielfach hilfreiche Hand, und in der Methodik ist hier auch die Tierphysiologie bahnbrechend vorangegangen, welche durch die Arbeiten von Hamburger, Hedin und anderer Forscher, durch die Verwendung des Hämatokrit zur Volumbestimmung von Zellsedimenten bedeutende Erfolge erzielt hat. Schon bei Objekten, wie bei der Hefe, wo die Vakuole gegenüber der Plasmamasse relativ klein ist und die Zellhaut bei der Einwirkung von Salzlösungen dem sich kontrahierenden Protoplasma merklich folgt, stößt die plasmolytische Methode auf Schwierigkeiten. Dies haben neuere Untersuchungen von Swellengrebel¹⁾ und von Pantanelli²⁾ wieder gezeigt. Von Pantanelli wurde übrigens auch die Verringerung des Zellvolumens und des Vakuolendurchmessers durch mikroskopische Messungen kontrolliert. Immerhin stehen noch Studien über die Größe des Zellurgors von mikroskopischen Organismen auf botanischem Gebiete sonst aus, und das in der Tierphysiologie zur osmotischen Druckbestimmung im Blute benützte Prinzip, die eben noch meßbare Volumverringerung durch Salzlösungen als Maß des osmotischen Druckes zu nehmen, hätte vielleicht auch hier Aussicht auf Erfolg. Nach Pantanelli wird der osmotische Druck im Innern der Hefezelle in weitestem Maße durch das Alter und die Lebensbedingungen (Sauerstoffversorgung, Gärungsstadium) beeinflusst. Ansteigen kann hier der osmotische Druck bis auf den 36fachen Betrag des osmotischen Wertes einer $\frac{n}{10}$ KNO₃-Lösung, welchen letzteren Wert Pantanelli als „Isomose“ bezeichnet und als Maßeinheit festzusetzen empfiehlt (is).

Van Rysselberghe³⁾ hatte sich als Maßeinheit des osmotischen Wertes von 0.001 Mol KNO₃ bedient; Errera⁴⁾ hatte in der Absicht, eine einfache Beziehung zu den absoluten Massen herzustellen, vorgeschlagen, den Druck einer Krafteinheit (Dyne) auf die Flächeneinheit (1 qcm) als „Tonie“ zur Einheit zu wählen. 10 000 Tonien oder 1 Myriotonie sind fast gleich 0,01 Atmosphäre (1 Atmosph. = 101,3256 Myriotonien). Die Myriotonie ($\bar{M}$) wäre praktisch bei osmotischen Druckmessungen nach Erreras Meinung als Einheit anzunehmen.

Auch der Botaniker hat nicht selten das Bedürfnis, den osmotischen Druck kleiner Flüssigkeitsquantitäten zu ermitteln, ohne daß bisher Methoden geboten gewesen wären, an 0,1 bis 0,5 ccm Flüssigkeit eine osmotische Wertbestimmung vorzunehmen. Es sei daher darauf aufmerksam gemacht, daß Hamburger⁵⁾ jüngst vorgeschlagen

¹⁾ N. H. Swellengrebel, Centralbl. f. Bakt. (2), Bd. 14 p. 374 (1905).

²⁾ E. Pantanelli, Atti dell'Accad. Linc. Roma, Rendiconti, Vol. 14 Ser. 5 fasc. 12 (1905); Annali di Botan., Vol. 4 fasc. 1 (1906).

³⁾ Fr. van Rysselberghe, Mém. couronn. par l'Ac. roy. Belg., 58. Bd. (1899).

⁴⁾ L. Errera, Bull. Acad. roy. Belg., 1901, p. 135.

⁵⁾ H. J. Hamburger, Zeitschr. f. Biochem., Bd. 1 p. 259 (1906).

hat, die hohe Empfindlichkeit des Volumens der roten Blutkörperchen für den osmotischen Druck der umgebenden Lösung als Messungsbefehl heranzuziehen. Man hat es nur notwendig, eine NaCl-Lösung zum Vergleiche herzustellen, in welcher das Blutzellensediment die gleiche Höhe besitzt, wie in der zu untersuchenden Flüssigkeit. Die hierzu nötigen genauen Meßapparate hat Hamburger angegeben.

Die auf beliebigen geeigneten Nährsubstraten kultivierbaren Pilze, in erster Linie Schimmelpilzformen, ferner die gleichfalls mannigfacher experimenteller Behandlung leicht zugänglichen Phanerogamenwurzeln, haben als klassische Objekte zur Untersuchung der Mechanik des Stoffaustausches auch in neuester Zeit eingehendes Studium erfahren. Es sind hauptsächlich die im Verlaufe der Vegetation eintretenden chemischen Veränderungen des Nährsubstrates, welche Gegenstand der einschlägigen Studien bilden. Von besonderem Interesse ist hier das Thema der vitalen Säure- und Alkalibildung und der hierdurch bedingten sekundären Wirkungen auf das Substrat.

Für Schimmelpilze gelang es in einigen neueren Arbeiten besonders klar zu zeigen, wie vitale Säure- und Alkaliproduktion zustande kommen kann. Nikitinsky¹⁾ sowie Czapek und Kohn²⁾ beobachteten in Kulturen von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* bei Darreichung von Ammoniumchlorid eine starke Säurebildung, die schließlich das Wachstum des Pilzes hemmt; durch Neutralisation kann man jedoch das Pilzwachstum beliebig lange aufrecht erhalten. Chemisch ist diese Erscheinung vollkommen verständlich. Als Salz einer schwachen Base und einer starken Säure wird das in Wasser gelöste Chlorammonium unter Beteiligung der Ionen des Wassers zum Anlaß werden, daß Molekel von Ammoniumhydroxyd auftreten, in entsprechender Menge aber auch freie Wasserstoff-Ionen gebildet werden. Wenn der Pilz Ammonium-Ionen konsumiert, so wird dieser Prozeß gefördert werden, und es muß in der Flüssigkeit eine Anreicherung an H^+ -Ionen, d. h. immer stärker saure Reaktion eintreten. Das gleiche wird natürlich bei der Verarbeitung aller Salze starker Säuren mit schwachen Basen, wo die Anionen resp. die auftretenden Molekel der freien Base rasch konsumiert werden, in Erscheinung treten. Für die Erzeugung alkalischer Reaktion im Substrate im Gefolge des Stoffaustausches gibt die durch Burri und Stutzer³⁾ näher studierte „Vergärung“ des Kalisalpeters durch denitrifizierende Bakterien ein gutes Beispiel. Die Mikroben verarbeiten relativ massenhaft das Anion NO_3^- unter quantitativer Abscheidung des Stickstoffes als Gas; die K-Ionen bleiben in größerer Menge unver-

¹⁾ J. Nikitinsky, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. 40 p. 1 (1904).

²⁾ F. Czapek u. E. Kohn, Hofmeist. Beiträge z. chem. Phys., Bd. 7 p. 302 (1906).

³⁾ R. Burri u. A. Stutzer, Centr. f. Bakt. (2), Bd. 1 p. 442 (1895).

braucht zurück und geben zum Auftreten alkalischer Reaktion Anlaß. Bei Pilzen zeigt KNO_3 -Verarbeitung jedoch nicht dieselbe Begleiterscheinung. Doch konnte Nikitinsky Alkalischerwerden von Ammoniumtartratlösung und ich selbst Alkalianreicherung in Kaliumazetatlösung in Aspergilluskulturen konstatieren. In diesen beiden Fällen dürfte es sich wahrscheinlich um eine schnellere Verarbeitung der Anionen handeln, wie bei KNO_3 -Gärung. In anderen Fällen dürfte hingegen die Hydrolyse schwach ionisierter Stoffe durch das Wasser mitbeteiligt sein. Zweifellos vermögen Pilze auch lösende Wirkungen auf die wasserunlöslichen Mineralstoffe von natürlichen Bodensubstraten auszuüben. Doch ist bisher dieser Vorgang nicht gänzlich geklärt. Die Versuche von Lind¹⁾ haben direkt gezeigt, daß sich Pilzhyphe durch Marmorplättchen hindurchbohren können. Möglicherweise ist hier nur die in der Sauerstoffatmung produzierte Kohlensäure das wirksame Agens, eine Meinung, zu welcher sich auch Lind neigt. Zum Teil sehr intensive lösende Wirkungen auf Gesteine durch Pilze wurden von Kunze²⁾ beobachtet. Daß man an Stoffwechselprodukte, wie Oxalsäure, hierbei denken muß, wenn erwogen werden soll, welche Säure als Ursache derartiger Wirkungen anzusehen ist, kann nicht bestritten werden. Doch hat Kunze noch nicht experimentell untersucht, wieweit diese Erwägung berechtigt ist, und auch in anderer Hinsicht ist die Entscheidung über das Zustandekommen der Säurewirkung noch nicht herbeigeführt.

Die Versuche Kunze's über die Säureproduktion durch Phanerogamenwurzeln haben das überraschende Resultat ergeben, daß bei nicht wenigen Pflanzen eine Ausscheidung saurer Wurzelsekrete überhaupt nicht zu beobachten ist: vielleicht ist die Säuremenge so gering, daß sie unterhalb die Empfindlichkeitsgrenze des Lackmuspapieres fällt. Außer der Kohlensäure, welche die Wurzeln reichlich produzieren, scheiden die Phanerogamenwurzeln nach Kunze häufig noch organische Säuren aus, welche Bodenmineralien angreifen können. Der von Goebel und von mir früher gemachte Befund von Ameisensäure wurde auch durch Kunze bestätigt. Übrigens sind andere organische Säuren als Ameisensäure bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Wenn in den Versuchen von Prianschnikoff³⁾ eine starke Lösung des in CO_2 unlöslichen Aluminiumphosphates in Sandkulturen von Erbse, Lupine, Sinapis, Fagopyrum sich herausgestellt hat, so ist dabei zu bedenken, daß Umsetzung des Phosphates durch Bakterien und Pilze des Bodens in jenen Experimenten nicht aus-

¹⁾ K. Lind, Jahrbüch. wiss. Bot., Bd. 32 p. 603 (1898).

²⁾ G. Kunze, Jahrbüch. wiss. Bot., Bd. 42 p. 357 (1906).

³⁾ D. Prianschnikoff, Bericht. deutsch. bot. Ges., Bd. 22 p. 184 (1904).

geschlossen war.¹⁾ Nach Kunze's Meinung ist sogar die lösende Wirkung der Bodenpilze eine viel stärkere als jene der Wurzeln unter den natürlichen Lebensverhältnissen. Jedenfalls muß das Aluminiumphosphat nicht immer gleich stark durch die Wurzelsekrete angegriffen werden, da in meinen früheren Versuchen mit Kongorot gefärbte Platten aus Aluminiumphosphat-Gipsmischung keine Korrosion aufwiesen und auch keine Blaufärbung des Kongofarbstoffes an den Berührungsstellen der Wurzeln mit der Gesteinsplatte auftrat, wie es hätte geschehen müssen, wenn etwa Fettsäuren aus den Wurzelhaarzellen ausgeschieden worden wären.

Kapitel IV.

Die Mechanik des Gasaustausches.

Die neu bekannt gewordenen Tatsachen über den Gaswechsel haben immer mehr die Überzeugung gefestigt, daß bei den phanerogamen Landpflanzen in erster Linie die Spaltöffnungsapparate im Vereine mit dem inneren Durchlüftungssystem den Austausch der gasförmigen Stoffe mit der Umgebung regeln. Die Permeabilität der Zellmembranen für die Gasdiffusion steigt und fällt im allgemeinen mit dem Grade der Durchfeuchtung der Zellhäute. Je mehr daher mit dem Standorte und mit der morphologischen Ausrüstung der Landpflanzen die Wasserimbibition der äußeren Zellhautumhüllung abnimmt, desto mehr ist die Pflanze darauf angewiesen, ihren Gaswechsel im Wege der Stomata zu vollziehen. Besondere Regulationsvorrichtungen zur Aufrechterhaltung des Gaswechsels sind natürlich nicht notwendig, wenn die Pflanzen temporäre Trockenheit in einem Starrezustand mit stark herabgesetztem Stoffwechsel überstehen können, wie es bei den Moosen und Flechten so verbreitet der Fall ist. Übrigens sind vereinzelte Vorkommnisse einer solchen Lebensweise auch von phanerogamen Landpflanzen bekannt; eine Reihe epiphytischer, durch ihren moos- oder bartflechtenartigen Habitus ausgezeichneter Bromeliaceen aus der Gattung *Tillandsia* (z. B. *T. coarctata* Gill.) verhalten sich nach Mez²⁾ in bezug auf ihren Gasaustausch völlig wie belüftete Moosstämmchen und entbehren der Spaltöffnungen völlig. Übrigens sind diese kryptogamoiden Tillandsien ebenso wie die

¹⁾ Studien über solche bakterielle Wirkungen stellten an A. Koch u. E. Kröber, Fühling's landwirtsch. Zeitg., Bd. 55 (1906) p. 225.

²⁾ C. Mez, Jahrbüch. wiss. Bot., Bd. 40 p. 209 (1904).

Bryophyten auch gefäßlose Pflanzen im Zusammenhange mit der Wasseraufnahme von der Blattoberfläche aus.

Das experimentell physikalische Studium der Durchlässigkeit der Mooszellmembranen für Gase ist nach den letzten einschlägigen Arbeiten von Wiesner und Molisch (1889) von Steinbrinck¹⁾ wieder aufgenommen worden. Nach diesem Autor kann man auch bei trockenen Zellhäuten von einer völligen Impermeabilität für Gase nicht sprechen, sondern nur von einer bedeutenden Erschwerung des Gasdurchtrittes. Auch dürften sich nicht alle Zellmembranen des Mniumblattes gleichmäßig verhalten, und ein Teil der Zellhäute widerstand in den Experimenten Steinbrinck's noch einem Überdrucke von mehreren Atmosphären. Voraussichtlich werden derlei Differenzen im Zusammenhange mit dem chemischen Charakter der Zellwandkolloide stehen. Die reichlich fett- und wachsartige Substanzen enthaltenden cuticularisierten und verkorkten Zellmembranen der Landpflanzen stellen hier den extremsten Fall dar, und es ist dann der Gaswechsel so gut wie ganz auf die Stomata eingeschränkt. Ob sich übrigens die typische Cuticula gegen alle Gase gleich verhält, wäre noch weiter zu untersuchen, da Unterschiede gegenüber den wasserreichen Zellhäuten nicht ausgeschlossen sind. Vielleicht gibt es auch Differenzen zwischen den einzelnen Ausbildungsarten der „Cuticula“ hinsichtlich des Durchtrittes verschiedener Gase.

Völlig trockene Schweinsblase ist nach Amar²⁾ für Kohlendioxyd gänzlich undurchlässig. Die Testa lufttrockener Samen wird nach Becquerel³⁾ von trockenen Gasen nur unbedeutend passiert; feuchte Gase diffundieren hingegen sehr merklich. Auch sei auf die Erfahrung Gola's⁴⁾ verwiesen, daß die Testa bei den Leguminosen außerordentlich wenig für Flüssigkeiten und Gase permeabel ist, während in anderen Pflanzenfamilien differentes Verhalten der Testa angetroffen wird.

Die Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems werden durch die Spaltöffnungen und Lenticellen dargestellt. Nur sehr selten (wenigstens soweit bisher bekannt) kommunizieren die inneren luftführenden Räume durch kleine Lücken zwischen den Epidermiszellen mit der Außenluft. Solche Lücken hatte Milde bereits vor langer Zeit von den Blattstielen einiger Osmundaarten beschrieben; es kommen jedoch derartige Interstitien nach Leiblinger⁵⁾ auch in

¹⁾ C. Steinbrinck, Bericht. Deutsch. bot. Ges., Bd. 18 p. 275 u. 386 (1900); Flora, 1903, p. 102.

²⁾ I. Amar, Compt. rend., Tom. 142 p. 779 (1906).

³⁾ P. Becquerel, Compt. rend., Tom. 138 p. 1347 (1904).

⁴⁾ G. Gola, Accad. Reale delle Sc. di Torino, Ser. II Tom. 55 p. 237, 1. März 1905.

⁵⁾ G. Leiblinger, Ber. Deutsch. bot. Ges., Bd. 23 p. 387 (1905).

der Epidermis der Zwiebelschalen von *Allium Cepa* vor und bilden wirkliche, nach außen geöffnete Poren.

Die physiologische Anatomie des Spaltöffnungsapparates hat erst vor kurzem wieder eine zusammenfassende Darstellung durch Haberlandt¹⁾ erfahren, so daß wir in vielen Stücken auf diese verweisen können. Wesentlich Neues wurde übrigens in letzter Zeit über den Bewegungsmechanismus und Bau der Stomata kaum in Erfahrung gebracht. Copeland²⁾ hat auf gewisse Differenzen im Öffnungsmechanismus bei verschiedenen Pflanzen geschlossen, weil der Porus und die Nebenzellen ungleiche Formänderungen erfahren. Es sollen die Frühlingspflanzen häufig anderen Typen der Stomatabewegung folgen als die Sommerpflanzen. Für die Feststellung der äußeren Bedingungen, welche das Öffnen und Schließen der Stomata beeinflussen, waren vor allem jene Methoden bedeutsam, welche sich des Nachweises der Wasserdampfabgabe durch die Stomata als Reagens auf den Öffnungsvorgang bedienten. Es gehört dementsprechend die nähere Darlegung dieser Untersuchungen in das Referat über die neuere Transpirationsliteratur. Besondere Verdienste um die Physiologie der Stomata hat sich Fr. Darwin³⁾ erworben, welcher mit Hilfe des „Hornhygroskopes“, des „Yuccahygroskopes“ und mit Hilfe selbstregistrierender Apparate das Öffnen der Stomata verfolgte. Da weiters die Stomata aber auch bei der photosynthetischen Tätigkeit der Blätter als Gasleitungswege eine entscheidende Bedeutung besitzen, so kann man ferner die Stärkebildung in den Chloroplasten, den relativen Kohlensäureverbrauch als Reagens auf die Funktion der Stomata verwenden.⁴⁾

Nach Darwin's Feststellungen öffnen sich die Stomata des Morgens mit dem Hellwerden, und sind zwischen 11 a. m. und 3 p. m. maximal geöffnet; 1 Stunde nach Sonnenuntergang sind sie stets geschlossen. Hierbei spielt bis zu einem gewissen Grade Periodizität eine Rolle. Wärmestrahlen veranlassen Öffnung der Stomata. Von den Lichtstrahlen sind die roten am wirksamsten. Schütteln eines beblätterten Zweiges bedingt nur dann Schließen der Spalten,

¹⁾ G. Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanat.*, 3. Aufl. (1904), p. 395 ff. — Ferner über Zahl und Größe der Stomata: P. Yubuki, *Bot. Mag. Tokyo*, Vol. 14 p. 53 (1900). — Resistenz der Schließzellen gegen Austrocknung und gegen Gifte: V. Kindermann, *Wiener Akad. Sitzungsber.*, Juli 1902. — Rudimentäre Stomata bei submersen Wasserpflanzen: O. Porsch, *Wien. Akad. Sitzungsber.*, März 1903. — Spaltöffnungen als phyletische Merkmale: Porsch, *Österr. bot. Zeitschr.*, 1904, Nr. 1. — Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie, Jena 1905, — Wachspropfen des Stomata als Transpirationsschutz: Th. Wulfi, *Österr. bot. Zeitschr.*, 1898, Nr. 6.

²⁾ A. B. Copeland, *Annals of Bot.*, Vol. 16 p. 327 (1902).

³⁾ Fr. Darwin, *Phil. Transact. Roy. Soc. Lond.*, Ser. B., Vol. 190 p. 531 (1898).

⁴⁾ Vgl. E. Griffon, *Compt. rend*, Tom. 135 p. 303 (1902), *ibid.* Tom. 137, 3. Oktober 1903; *Botan. Centr.*, Bd. 90 (1902) p. 695.

wenn es kräftig genug ausgeführt wird, um Welken zu erzeugen. Schwache elektrische Reize bedingen Öffnung, stärkere jedoch Schließung der Stomata. Narkose löst erst Spaltenschluß aus, dann Öffnung. CO₂ bedingt langsames Schließen. Nach Darwin findet bei allen diesen Bewegungen korrelatives Zusammenwirken von Schließzellen und Nebenzellen statt.

An den Blumenblättern sind die Stomata wohl häufig, doch nicht immer rudimentär zu nennen.¹⁾

Viel weniger befriedigend sind unsere derzeitigen Kenntnisse von der Physiologie der Lenticellen, welche in der Literatur nur selten behandelt wird. Selbst die bisher den Lenticellen allgemein zugeschriebene Bedeutung als Durchlüftungsorgane ist nicht frei von strittigen Punkten. Devaux²⁾ fand große Differenzen in der Leistungsfähigkeit der Lenticellen für den Gasaustausch. In manchen Fällen geht der Gaswechsel nach diesem Forscher zu $\frac{9}{10}$ durch die Lenticellen; bei einigen Objekten hingegen gelang es im Gegensatze hierzu mit Hilfe der gebräuchlichen Methoden nicht die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase nachzuweisen. Devaux hält die Lenticellen im allgemeinen nicht für Organe, welche dem Durchlüftungserfordernis entsprechend gebaut sind, und will den Lenticellen nicht die Durchlüftung als Hauptfunktion zuschreiben. Über Lenticellen bei Monokotyledonen hat Weiße³⁾ Mitteilung gemacht; sie fehlen den Palmen und Pandanaceen ganz. Den Lenticellen schließen sich die bekannten Atemwurzeln der Palmen und Rhizophoren an. Die Pneumatophoren von *Avicennia* wurden neuerdings durch Brenner⁴⁾ untersucht. Daß die elastischen Gewebe dieser Organe bei dem durch Flut und Ebbe wechselnden Wasserdrucke des Standortes abwechselnd komprimiert und ausgedehnt werden, so daß gleichsam Aspiration von Luft stattfindet, wie Westermaier⁵⁾ annahm, halte ich mit Goebel⁶⁾ für eine durchaus unzureichend begründete Ansicht.

Hinsichtlich der physikalischen und chemischen Verhältnisse der in den pflanzlichen Organen eingeschlossenen Gase ist wenig Neues bekannt geworden. Im Hinblick auf eine der bekanntesten einschlägigen Tatsachen, die Luftverdünnung in den wasserleitenden Bahnen, sind Versuche von Noll⁷⁾ interessant. Dieselben erbrachten nämlich den Nachweis, daß die aufgesaugten Gase bei abgeschnittenen Zweigen von den Zweiggeweben so stark absorbiert werden können,

¹⁾ Hierzu: G. D. Chester, Bericht. Deutsch. botan. Ges., Bd. 15 p. 420 (1897).

²⁾ H. Devaux, Annal. sc. natur. (7) Bot. (1900), Vol. 12 p. 1.

³⁾ A. Weiße, Bericht. Deutsch. bot. Ges., Bd. 15 p. 303 (1897).

⁴⁾ W. Brenner, Ber. Deutsch. bot. Ges., Bd. 20 p. 175 (1902).

⁵⁾ M. Westermaier, Zur Kenntnis der Pneumatophoren, Freiburg 1900.

⁶⁾ K. Goebel, Organograph. d. Pfl. (1905), p. 481.

⁷⁾ F. Noll, Sitzungsber. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, 1897.

daß eine bedeutende „negative Spannung“ in den Gefäßröhren resultiert. Die verschiedenen Gase verhalten sich hierbei nicht gleich. Es ist also in Hinkunft bei der Beurteilung, welche Momente die Luftverdünnung in den Gefäßen herbeiführen, die osmotische Aufnahme, die Lösung oder Absorption der Gase durch die Körpersubstanzen im Auge zu behalten.

Kapitel V.

Die Wasserbewegung in der Pflanze.

Der Wassertransport in der transpirierenden Pflanze.

Nur sehr langsam klären sich unsere Ansichten über das so wichtige Problem des „Saftsteigens“, dessen Hauptphasen sich in dem betreffenden Kapitel des Pfeffer'schen Handbuches deutlich wieder spiegeln. Stand die Darstellung der ersten Auflage noch im Zeichen der Unger-Sachs'schen „Imbibitionstheorie“, so traten bereits ein Jahr nach Erscheinen dieses Buches in Elfving, später Vesque, Scheit, Errera die Vorkämpfer unserer heutigen und unstreitig im Wesen richtigen Anschauung auf, daß der Wasserstrom der Pflanzen sich durch die kapillaren Hohlräume der Tracheiden und Gefäße des Holzkörpers zur transpirierenden Laubkrone aufwärts bewegt.¹⁾

Dank den Untersuchungen älterer Forscher, wie Knight, Dutrochet, und neuerer Physiologen, von denen Theodor und Robert Hartig, Strasburger, Schwendener. Wieler namhaft gemacht seien, wissen wir, daß die älteren Teile des Holzkörpers zur Wasserleitung nicht mehr tauglich sind und der Hauptstrom des emporsteigenden Wassers sich in den jüngsten Zonen des Holzkörpers bewegt. Doch sind hier noch viele Fragen unerledigt und man kann Pfeffer's Darstellung der Sachlage vom Jahre 1896 wenig Wesentliches hinzufügen. Im allgemeinen dürfte die Vorstellung richtig sein, daß sich der Transspirationsstrom vor allem durch die jüngst gebildeten Splintschichten bewegt und um so träger verläuft, je weiter die wasserleitende Holzschichte nach innen liegt. Doch sind wir nicht darüber orientiert, wie dieses Verhältnis sich ändert, wenn die

¹⁾ Nach H. Molisch [Sitzungsber. Wien. Akad., Math. nat. Cl., Bd. CVII Abt. I, Oktober 1898, p. 991] ist die offene Kontinuität der Gefäßröhren auch dadurch demonstrierbar, daß man durch 1–3 m lange Stücke „spanischen Rohres“ Tabakrauch durchbläst.

Intensität des Wassertransportes nach Bedarf und nach Möglichkeit zu- und abnimmt. Daß die bisher hauptsächlich herangezogenen Versuche mit farbigen Lösungen sehr großer Kritik bei ihrer theoretischen Verwertung bedürfen, ist genügend hervorgehoben worden.

Die notwendige Vorbedingung zum Verständnis der Mechanik des Wassertransportes in der lebenden Pflanze ist die genaue Kenntnis der physikalischen Qualitäten der wasserleitenden Wege, und 1896 konnte Fr. Darwin¹⁾ mit Recht hervorheben, daß bis dahin mit Ausnahme einiger Angaben von Janse (1887) und Strasburger (1891) über die Größe des Strömungswiderstandes in den Gefäßen usw. noch nichts bekannt sei. Aus letzter Zeit liegen uns nun ausführliche einschlägige Untersuchungen von Ewart²⁾ vor. Wasser ist ein Stoff von meßbarer Viskosität; wenn sich überdies der Aufstieg mit mäßiger Geschwindigkeit in engen Röhren von großer Länge vollzieht, so haben wir physikalische Gründe genug, um einen ansehnlichen Strömungswiderstand zu erwarten. Daß der „Th. Hartig'sche Tropfenversuch“ keinen Beweis gegen die Existenz eines meßbar großen Strömungswiderstandes abgeben kann, ist bereits 1884 durch Godlewski gezeigt worden. Ewart unternahm den Versuch, die tatsächlich zu beobachtende Wassertransportleistung an wassergesättigten frischen Astabschnitten mit derjenigen Leistung zu vergleichen, welche er so gut als möglich aus der Poiseuille'schen Formel für das Fließen visköser Flüssigkeiten durch starre Röhren ($h = \frac{8v.l.\eta}{\pi r^4 g}$; worin η = Viskosität, v = Flüssigkeitsvolum. in ccm pro 1 Sekunde passierend; h = der angewendete Wasserdruck) unter Zugrundelegen des wirklichen Gefäßquerschnittes ermittelte. Der berechnete Wert war jedoch mindestens 7mal und mitunter bis 300mal größer als der wirklich gefundene. Hierbei ist zu bedenken, daß nicht alle Gefäße (wie hier angenommen werden mußte) gleich aktiv tätig sind. Ewart denkt ferner an die Einengung der Wasserbahnen durch die Gefäßverdickungen. Mit viel größerem Rechte jedoch mißt er der Imbibition der Gefäßwandungen eine Bedeutung bei. Die kolloidale Quellung der Gefäßwände ist ein Faktor, dessen Wirksamkeit bei dem Wassertransporte in lebenden Pflanzen noch nicht recht klar ist. Die Kapillaritätsgesetze bleiben zwar im Sinne der schon 1886 durch Schwendener gegebenen Ausführungen dieselben, ob nun das Wasser in Glaskapillaren oder in den Wasserbahnen der lebenden Pflanzen emporsteigt. Aber die „Adhäsion“ oder „Benetzung“ dürfen wir gewiß nicht, wie es vorläufig in der Physik geschieht, als eine

¹⁾ Fr. Darwin, *Annals of Bot.*, Vol. X (1896) p. 638.

²⁾ Alfred J. Ewart, *The Ascent of Water in Trees*. *Phil. Transact. Roy. Soc. London*, Ser. B., Vol. 198 p. 42 (1905); Auch: *Ann. of Bot.*, 1905, Vol. XIX p. 442; *Proceed. Roy. Soc.*, Vol. 74, Dec. 1 1904, p. 554.

gegebene Größe hinnehmen; sie ist voraussichtlich in beträchtlichem Maße von der Quellungsfähigkeit der Wand abhängig. Durch die Lösung von Stoffen wird die Viskosität des Wassers während des Durchströmens der Leitungsbahnen gewiß erhöht, doch kann dies den Strömungswiderstand nicht erheblich vermehren. Theoretisch ist die Strömungsgeschwindigkeit dem Quadrate des Radius des Kapillarröhrchens proportional. Für die Gefäße gilt, wie Ewart zeigte, in der Tat dieses Gesetz hinreichend genau, ebenso die Regel, daß das durchgetretene Flüssigkeitsvolum der vierten Potenz des Gefäßradius proportional ist. Weite Gefäße sind mithin vorteilhafte Einrichtungen für den Wassertransport. Die Gesetze der Kapillarröhren gelten auch bezüglich des Einflusses der Rohrlänge. Bei nicht zu hohen Strömungsgeschwindigkeiten war dieselbe, ebenso wie die unter sonst gleichen Verhältnissen durchtretenden Flüssigkeitsmengen der Länge des Aststückes in den Versuchen von Ewart umgekehrt proportional.

Zur Beantwortung der Frage, bei welchem Wasserdrucke die maximale Strömungsgeschwindigkeit im Vergleiche mit beblätterten transpirierenden Zweigen erreicht wird, gibt Ewart (unter Benützung von Eosinlösung als Indikator bei den Parallelversuchen mit belaubten Zweigen folgende Zahlen an:

	Maximal- geschw. in transpirier. Zweigen cm pro Stde.	Maximal- geschw. in den Ast- stücken cm pro Stde.	Wasserdruck m	Astlänge cm	Ungefäher Wasserdruck in Metern, der nötig wäre, um die Ge- schw. des natürl. Transpirations- stromes zu er- zielen
Rub. Idaeus	129	88	4,5	20	33
Alnus	130	108	4,0	50	9,5
Malus	121	125	3,0	50	6
Ulmus	205	160	4,5	20	29
Ribes nigr.	121	116	4,5	25	19
Pirus	148	134	4,0	30	15
Taxus	23	19	4,0	25	19

Durch Versuche und Messungen an einer Ulme bemühte sich Ewart schätzungsweise die Druckkraft zu ermitteln, welche nötig wäre, das Wasser bis in die Höhe der Krone zu heben; sie entspräche einer Wassersäule von etwa der 6fachen Höhe des Baumes. Für 100—150 m Höhe (wie es den höchsten bekannten Bäumen entspricht) wäre eine Wassersäule von 1000 m oder ein Druck von etwa 100 Atmosphären nötig, um die Kronenspitze mit Wasser zu versorgen. Doch kann hier wohl von einer Sicherheit der Berechnung kaum gesprochen werden.

Ewart unternahm es weiter, durch Versuche an kalibrierten Thermometerröhren die physikalischen Erfahrungen über den Einfluß der Rohrlänge auf die Strömungsgeschwindigkeit zu ergänzen — in Hinblick auf die Frage, ob die Ausbildung langer Gefäßröhren gegenüber kürzeren von gleichem Durchmesser eine bessere Einrichtung der Pflanze darstellt.

Bis zu 4—5 mm Länge hat, falls die Strömungsgeschwindigkeit nicht zu groß ist, die Rohrlänge keinen Einfluß und solche Kapillaren leisten dasselbe, wie längere von gleichem Querschnitt. Wichtig sind sodann die Erfahrungen Ewart's über den Strömungswiderstand in abgetöteten Aststücken. Durch Erhitzen getötete Äste leiteten, wohl durch Verquellung der Gefäßquerschnitte, stets schlechter; hingegen war nach Anwendung von Metallgiften (HgCl_2) temporär eine erhöhte Leitungsfähigkeit zu beobachten. Gegenüber lebenden frischen Ästen war aber auch nach HgCl_2 -Vergiftung unmittelbar nach der Applikation des Giftes eine Abschwächung der Leitungsfähigkeit zu konstatieren. Bei abgeschnittenen Zweigen nimmt übrigens die Leitungsfähigkeit kontinuierlich ab.

Ewart hat ferner die Länge der Gefäße durch neue Versuche zu bestimmen getrachtet, welche die früheren Experimente von Strasburger (1891) und Adler (1892) ergänzen sollten. Die ermittelten Werte sind in nebenstehender Tabelle vergleichsweise zusammengestellt.

Da die Gefäßlänge mit dem Alter der Zweige zunimmt und auch in Stamm und Zweigen verschieden ist, so dürften die gefundenen Differenzen nicht auf die Methoden zurückzuführen sein. Daß die Zahl der Gefäße im Xylemteile für die Wasserversorgung erheblich ins Gewicht fällt, zeigt sich in der regulativen Mehr- und Minderproduktion von Gefäßen bei xerophytischen Gewächsen, je nachdem man dieselben wenig oder stärker feucht hält.¹⁾

Der Strömungswiderstand ist nach Ewart's Versuchen in der longitudinalen Richtung mehr als tausendmal geringer als in den transversalen Richtungen.

Da die Viskosität von Flüssigkeiten sehr stark von der Temperatur abhängt, so war es der Untersuchung wert, die Verminderung des Strömungswiderstandes in den Wasserbahnen mit steigender Temperatur zu bestimmen. Ewart fand, daß der Strömungswiderstand sich genau proportional zur Viskosität des Wassers ändert, so daß also die fördernde Wirkung steigender Temperatur auf den Wassertransport wesentlich auf der Viskositätsverminderung beruht. Bei 3° C ist die Viskosität nun doppelt so groß als bei 30° C. Deshalb könnte man auf Grund der Erfahrungen Ewart's vermuten, daß das

¹⁾ W. A. Cannon, Botan. Gaz., Vol. 39 p. 397 (1905).

Maximale Gefäßlängen bei:	nach Ewart	nach Adler	nach Strasburger
	cm	cm	cm
<i>Acer campestre</i> 4jähr. Zweige	—	16	—
<i>Aesculus Pavia</i>	—	6,3	—
<i>Alnus glutinosa</i>	24	5,7	—
<i>Areca lutescens</i> Blattstiel	—	3,2	—
<i>Aristolochia Siphon</i>	—	210,0	500
<i>Betula alba</i> 5jähr. Zweige	—	12,0	—
<i>Chamaedorea elatior</i>	—	8,0	—
<i>Corylus Avellana</i> 3jähr. Sproß	—	11,0	—
<i>Ficus elastica</i>	—	—	66
<i>Ilex Aquifolium</i> 4jähr. Stamm	—	6,0	—
<i>Mahonia Aquifolium</i> 2jähr. Stamm	—	3,5	—
<i>Pirus communis</i>	25	—	—
<i>Pirus Malus wild</i>	22	—	—
<i>Pirus Malus Kulturras</i>	34	—	—
<i>Quercus pedunculata</i>	—	57,0	400
<i>Ribes nigrum</i>	10,5	—	—
<i>Robinia Pseudacacia</i>	—	69,5	150
<i>Rubus Idaeus</i>	15,0	—	—
<i>Taxus baccata</i>	0,5	—	—
<i>Ulmus campestris</i>	48,0	32,5	—
<i>Vitis Labrusca</i>	—	—	220
<i>Wistaria sinensis</i>	—	—	300

„Erfrieren“ mancher tropischer Gewächse ohne Transpirationsschutz bei Temperaturen zwischen 0° und $+4^{\circ}$ C schon durch diesen physikalischen Faktor bedingt sein kann.

Daß die durchfeuchtete Zellwand der Gefäße und Tracheiden für verschiedene Gase bis zu einem gewissen Grade permeabel ist: eine Tatsache, welche bereits durch die älteren Versuche von Lietzmann (1887), sowie von Wiesner und Molisch (1889) demonstriert worden war, hat Claussen¹⁾ durch neue Experimentaluntersuchungen erläutert. Die osmotische Aufnahme von Gasen durch die Zellmembranen des Holzes wird ferner auch sehr schön durch Versuche von Noll²⁾ illustriert.

Wenn wir nun auf die Mechanik des Wassertransportes in der lebenden Pflanze näher eingehen, so will ich besonders auf die äußerst anregende Einleitung zu einer Diskussion über diese wichtige Frage hinweisen, welche Fr. Darwin³⁾ 1896 zu Liverpool

¹⁾ P. Claussen, Flora, Bd. 88 Heft III (1901).

²⁾ F. Noll, Sitzungsbericht. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk., Bonn 1897. 15. Nov. Hierzu auch Steinbrinck, Flora, Bd. 93 p. 152 (1904).

³⁾ Fr. Darwin, Ann. of Bot., Vol. X (1896) p. 630.

in der botanischen Sektion der britischen Naturforscherversammlung gegeben hat.

Der Bau der beteiligten Organe und die anatomischen Einrichtungen, welche uns auf anderen physiologischen Gebieten oft so schätzenswerte Winke bei der Erforschung der Funktion geben, bieten bisher bei den wasserleitenden Bahnen leider keinen orientierenden Fingerzeig. Nicht einmal für den Mechanismus der Hoftüpfel ist bekanntlich bisher eine ganz einwandfreie Erklärung gefunden worden, und die interessante Auffindung Rotherth's¹⁾ über die eigentümliche Ansatzweise der Verdickungsleisten bei Gefäßen läßt sich höchstens als Kompromiß zwischen mechanischer Funktion und Flüssigkeitsdurchtritt deuten, nicht aber zur Funktion der Gefäße in bestimmtere Beziehung bringen.

Wie bekannt, wurde die in älterer Zeit allgemein geteilte Anschauung, daß das Wasser bis in die höchsten Baumkronen in toten Zellen durch vom Leben nicht modifizierte physikalische Bedingungen emporgehoben werde, zuerst von Westermaier (1883) und Godlewski (1884) erschüttert und es spielt seit dieser Zeit die von vielen späteren Forschern gleichfalls postulierte Wirksamkeit lebender Zellen im Holze als entscheidender Faktor beim Heben des Wassers eine wichtige Rolle in der Literatur. Die „physikalischen Theorien“ wurden erst wieder 1891 durch die umfassenden Experimentaluntersuchungen Strasburger's aktuell, seit dieser ausgezeichnete Forscher durch Vergiftungsversuche dargetan zu haben glaubte, daß der Wasseraufstieg in über 10 m langen abgetöteten Strecken sich ebenso vollziehe wie in lebenden Stämmen. Es ist mehrfach darauf hingewiesen worden, daß diese wichtigen und interessanten Versuche, welche seither übrigens auch 1893 Errera²⁾ wiederholte, nicht mit Sicherheit die Mitwirkung lebender Zellen des Holzkörpers beim Heben des Wassers zu widerlegen imstande sind.

Lassen wir zur Vereinfachung unserer Darstellung vorerst die Frage, inwiefern lebende Zellen am Wasseraufstieg mitwirken, beiseite, so haben wir zu sagen, daß für alle Theorien, welche mit den in toten Zellelementen wirksamen physikalischen Erscheinungen ihr Auslangen finden wollen, ein entscheidender Wendepunkt in der Entdeckung Schwendener's (1886) gegeben war, daß die wasserleitenden Elemente in der Regel nicht allein Wasser enthalten, sondern auch zahlreiche Luftblasen, welche die Wasserfäden nach Art einer Jamin'schen Kette diskontinuierlich machen. Strasburger (1891) verdanken wir weitere zahlreiche Beobachtungen über den Luftgehalt

¹⁾ Wl. Rotherth, Über den Bau der Membran der pflanzlichen Gefäße, Krakau 1899.

²⁾ L. Errera, Nekrolog desselben von Massart, Brüssel 1905, p. 18.

der Wasserleitungsbahnen. In jüngster Zeit hat Ewart¹⁾ in situ am lebenden Baumstamm sich durch geeignete Versuchsanstellung davon überzeugt, daß man direkt mikroskopisch Luftblasen in den Elementen des jungen, lebhaft wasserleitenden Holzes nachweisen kann. Muß man sonach die große Verbreitung „Jamin'scher Ketten“ in den trachealen Elementen des Jungholzes zur Zeit lebhafter Vegetationstätigkeit als sicherstehend ansehen, so wären doch noch weitere ausgedehnte Untersuchungsreihen nötig, um zu entscheiden, wie groß die Zahl der luftführenden und der luftfreien Wasserbahnen unter verschiedenen Versuchs- und Vegetationsbedingungen bei verschiedenen Holzgewächsen ist. Daß bei großer Saftfülle und überreicher Wasserzufuhr die kontinuierlichen Wasserfüllungen der trachealen Elemente zunehmen, scheint von den meisten Forschern angenommen zu werden; ein solcher Zustand entspricht aber, wie schon Schwendener ausführte, kaum der normalen Wasserversorgung stark transpirierender und in Wachstum befindlicher hoher Bäume zur Sommerszeit. Andererseits sprechen die Beobachtungen von Molisch²⁾ über das Ausfließen reichlicher Saftmengen aus Stammabschnitten tropischer Lianen vielleicht dafür, daß in den weiten Gefäßen dieser Pflanzen nicht wenige kontinuierliche Wasserfäden existieren, welche beim Eindringen von Luft in die Trachealbahnen leicht reißen.

Mit dem Vorhandensein von Luftblasen, welche die Wassersäulchen unterbrechen, tritt eine ganze Anzahl physikalischer Faktoren in den Hintergrund. Zum ersten fällt die ältere Ansicht Böhm's hinweg, wonach die Kapillarität als wasserhaltende Kraft beim Wassertransport die Hauptrolle spielt. Aber auch die Bedeutung einer anderen in den letzten Jahren stark erwogenen physikalischen Möglichkeit wird hierdurch sehr eingeschränkt; es ist dies die Bedeutung der Kohäsionskräfte des Wassers für die Mechanik des Wassertransportes. Bekanntlich haben 1894 Dixon und Joly, kurz nachher Askenasy (1895) darauf hingewiesen, daß die Tragkraft einer ununterbrochenen Wassersäule eine höchst bedeutende ist und eine solche Säule einem beträchtlichen Zug das Gleichgewicht halten kann, ohne zu reißen. Wären die Wassersäulen in den leitenden trachealen Bahnen ununterbrochen, so würden ohne Zweifel die Kohäsionskräfte des Wassers, im Vereine mit der osmotischen Saugung durch die transpirierende Baumkrone vollständig für sich allein ausreichen, um die Mechanik des Wassertransportes zu leisten. Diese Theorie findet aber gleichfalls, wie bereits Askenasy³⁾ erkannte, ihre Schwierigkeit in der

¹⁾ Ewart, l. c. p. 75 (1905).

²⁾ H. Molisch, Sitzungsber. Wien. Akad., Bd. CVII (1898) p. 977.

³⁾ E. Askenasy, Verhändl. Naturhist. Med. Vereins Heidelberg, N. F., V. Bd., 1896, p. 21 u. 22 d. Separatabdr.

Existenz der Jamin'schen Ketten. Für die Wirkung der Luftblasen in den Trachealelementen ist das Verhältnis von deren Durchmesser zum Zellquerschnitt. entscheidend. Werden die Luftbläschen mit steigendem Luftgehalt der Trachealelemente so groß, daß sie stellenweise den ganzen Zellquerschnitt verlegen, so ist die Jamin'sche Kette gegeben mit ihren großen Widerständen. Jeder konkave Meniskus der kleinen unterbrochenen Wassersäulchen bedeutet physikalisch einen Zug nach dem Zentrum der Konkavität. In Ruhe heben sich die gegengerichteten Wirkungen je zweier Menisken auf. Wird aber ein einseitiger Zug oder Druck ausgeübt, so steigert sich die Konkavität des Meniskus an dem entsprechenden Ende jedes Wassersäulchens, während die anderen Menisken an Konkavität verlieren. Dadurch kommt aber eine der einwirkenden Kraft gegengerichtete Wirkung zustande, welche überwunden werden muß, ehe eine Verschiebung der Kette statthaben kann. Nun sind zweifellos in zahlreichen Trachealelementen wenigstens vorübergehend solche Bedingungen vorhanden und jede derartige Unterbrechung durch Luftblasen, wie sie besonders leicht an den ringförmigen Verengerungen, die den Grenzen der Gefäßglieder entsprechen, eintreten kann, reicht aus, um bei der geringsten Erschütterung die „aufgehängten Wasserfäden“ abreißen zu lassen. Joly¹⁾ suchte für seine „Kohäsionstheorie“ ein neues interessantes Argument ins Treffen zu führen, um den Gefahren seitens Jamin'scher Ketten zu begegnen. Er meint, daß derartige Luftblasen die Wassersäulen de facto nicht diskontinuierlich machen, da ja durch die imbibierten Zellwände und deren Tüpfel eine Kommunikation mit den Wassersäulchen der Nachbartracheen überall besteht. Wir kommen da wieder auf die Frage der quellbaren Gefäßmembranen und die Benetzungskraft zurück, welche entschieden einer eingehenden Untersuchung in Hinblick auf die Mechanik des Wassertransportes bedarf. Es ist klar, daß die „Kohäsionstheorie“ um so mehr an Bedeutung gewinnt, je ärmer die Wasserbahnen an Luft und je reicher sie an Wasser sind; wie bereits angedeutet, ist die Tragweite dieser Dinge noch unvollkommen bekannt.

Schwendener (1892) hatte es überhaupt in Abrede gestellt, daß zwischen Luftblasen der Jamin'schen Kette und Zellwand Flüssigkeit vorbeipassieren könne, ohne sich über die physikalischen Gründe, welche ihn zu dieser Auffassung führten, näher zu äußern. Ich finde kein Moment, welches einen unlösbaren physikalischen Widerspruch hiermit darstellen würde. Im Gegenteil: es hat eine Reihe von Beobachtern, wie Strasburger (1891), Copeland²⁾ (1902), Ewart³⁾

¹⁾ Joly, Ann. of Botan., Vol. X p. 658 (1896).

²⁾ E. B. Copeland, Botanic. Gazette, Vol. XXXIV (1902) Nr. 3 and 4.

³⁾ Ewart, l. c. (1905) p. 75.

(1905), dieses Passieren von Wasser neben den Luftblasen direkt beobachtet. Erwähnt seien an dieser Stelle die einschlägigen Beobachtungen von Kamerling¹⁾, denen ferner der Nachweis zu entnehmen ist, daß manchmal, wie bei den Rhizoiden von *Fegatella*, Unterbrechungen der Wassersäulchen durch Bläschen auftreten können, welche zum größten Teil Wasserdampf und nur wenig Luft führen. Wie ich der auch von dem letztgenannten Autor²⁾ angenommenen Theorie, daß die Wassersäulen in den Baumstämmen größtenteils zusammenhängende Fäden bilden und hiermit die Kohäsion des Wassers ein hervorragender Anteil bei der Mechanik der Wasserbewegung zukomme, gegenüberstehe, dürfte den gegebenen Erörterungen hinreichend klar entnommen werden können. In dem „Transpirationsmodell“, welches Dixon³⁾ zur Erläuterung des Ansaugens kontinuierlicher Wassersäulen durch eine osmotische Zelle, unter Ermöglichung mikroskopischer Beobachtung konstruiert hat, werden die prinzipiellen Fragen, inwieweit der Kohäsionsmechanismus beim Wasseraufstieg eine Rolle spielt, naturgemäß nicht berührt.

Schließlich sei bemerkt, daß der von Copeland⁴⁾ aus einem langen, mit Gips gefüllten Glasrohr und einer osmotischen Zelle zusammengestellte Apparat wohl kaum im Sinne seines Autors einen der transpirierenden Pflanze vergleichbaren Mechanismus darstellt. Ein hervorragender Faktor bei seiner Wirksamkeit ist die allmähliche chemische Bindung, Absorption und Lösung zwischen Gips und Wasser, wodurch sich, wie Dixon⁵⁾ mit Recht bereits bemerkt hat, hauptsächlich die vom Manometer angezeigten Druckverminderungen erklären.

So spitzt sich die ungelöste Frage, durch welche physikalischen Faktoren das Wasser in der Pflanze emporgetrieben und in ansehnlicher Höhe gehalten wird, eigentlich darauf hinaus zu, wie sich die Verhältnisse bei zunehmendem Luftgehalt der Trachealbahnen ausgestalten; denn für den Fall kontinuierlicher Wassersäulen, wie sie bei sehr abundanter Wasserversorgung mindestens in vielen Gefäßen vorhanden sein dürften, reichen die bekannten physikalischen Faktoren, in erster Linie die sogar in lufthaltigem Wasser noch immer relativ sehr hohen Kohäsionskräfte zur Erklärung des Erhaltenbleibens der Wassersäulen in beträchtlichen Höhen vollkommen aus. Wenn aber

¹⁾ Z. Kamerling, Flora, Bd. LXXXIV (1897) p. 1.

²⁾ Kamerling, Botan. Centralbl., Bd. LXXIII (1898). — Ähnliche Stellungnahme bei C. Steinbrinck, Flora, Bd. XCIII (1904) p. 127; Bericht. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXII (1904) p. 526; Jahrbüch. wiss. Bot., Bd. XLII p. 579 (1906); Biolog. Centr., 1906, p. 657.

³⁾ H. H. Dixon, Scient. Proceed. Roy. Dublin Soc., Vol. X, N. S., Part. I Nr. 9, October 15, 1903.

⁴⁾ Copeland, l. c.

⁵⁾ Dixon, *ibid.*, Vol. X Part I Nr. 4, June 5, 1903, Dublin.

bei lebhaft transpirierenden Bäumen ein so reichlicher Wassergehalt der Trachealbahnen nicht vorhanden wäre, so sind wir darauf angewiesen zu erklären, welche Kräfte beim Bestehen Jamin'scher Ketten mit ihrem großen Verschiebungswiderstand die Bewegung des Wassers in den Gefäßen vermitteln. Diese Bewegung wäre auf zweierlei Art zu erzielen. Einmal könnte dies geschehen durch Verschiebung der ganzen Luftblasen-Wassersäulen-Kette unter Überwindung der Oberflächenspannung der Menisken, wie es durch Luftverdünnung in den Gefäßen bis zu einem gewissen Grade erreicht werden kann. Nun sinkt nach den Bestimmungen von Schwendener und Pappenheim die Luftspannung in den Trachealbahnen von Zweigen meist nicht unter $\frac{1}{10}$ Atmosphäre und nur selten unter $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ Atmosphäre, und es reicht die Saugung von den transpirierenden Blättern her höchstens bis in die obersten Teile des Stammes.

Die zweite Eventualität wäre eine Wasserbewegung zwischen Luftblasen und Gefäßwand, welche aber nur durch osmotische Triebkräfte in der Kontinuität der Wasserbahnen aus lebenden Nachbarzellen der Gefäße erklärlich wäre. Vielleicht kommen bis zu einem gewissen Grade, und mit den Bedingungen variierend, beide Möglichkeiten in Betracht.

Mit dieser zweiten Eventualität haben wir nun das heute strittige Gebiet der Mitwirkung lebender Zellen an der Beförderung des Transpirationsstromes betreten, dessen Bedeutung unter dem großen Eindrucke der Versuche Strasburger's eine Zeitlang in den Hintergrund getreten war. Mit anderen Autoren teile auch ich die Meinung, daß die bekannten Experimente Strasburger's die Theorie von der Anteilnahme lebender Zellen am Saftauftrieb nicht widerlegen. Viele Einwände sind gegen die Tragweite dieser Versuche schon erhoben worden: die Unbestimmtheit, wann die Zellen durch die angesaugte Giftlösung getötet wurden, und wieviele von ihnen; der Mangel des Nachweises, ob das in toten Stammstrecken beförderte Wasserquantum quantitativ für längere Zeit ausreicht; die Unterlassung von Nachforschungen, inwiefern der Wassertransport in den toten Strecken auch wirklich mit denselben Mitteln geschieht wie in den lebenden Teilen: alles dies sind noch immer nicht die einzigen Bedenken, da ja in den toten Stammpartien mit einem Schlage alle physikalischen und chemischen Bedingungen für die Wasserleitung andere werden.

Aber auch die Verwertung der Abtötungserfolge auf Teilstrecken für die gegensinnige Anschauung, wie sie von Ursprung¹⁾ versucht wurde, stößt auf ebenso große Schwierigkeiten. Wenn Ursprung fand, daß das Töten einer Stammstrecke in der Kontinuität bei be-

¹⁾ A. Ursprung, Beihefte zum Botan. Centr., Bd. XVIII Abt. I p. 147 (1905); Botan. Ztg., 1905, Abt. II. p. 241; Jahrb. wiss. Bot., Bd. XLII p. 503 (1906).

wurzelten Pflanzen nach einiger Zeit Welken des Laubes hervorruft, so mußte er auf eine Reihe verschiedener Einwände gefaßt sein, wie sie z. B. von Dixon¹⁾ und von Jost²⁾ öffentlich geäußert worden sind. Die Abkühlungsversuche von Kosaroff³⁾, welche Ursprung für einen direkten Beweis der Tätigkeit lebender Zellen beim Saftauftrieb anzusehen scheint, könnten doch noch eine andere Erklärung in der Vermehrung der Viskosität des Wassers finden, wobei ich durchaus nicht behaupten will, daß dieser Faktor allein für den Ausfall der Versuche verantwortlich zu machen sei. Am wichtigsten dürften die Versuche mit Narkotisierung von Stammstrecken werden, welche Ursprung in seiner letzten Arbeit begonnen hat, und welche einer weiteren kritischen Durchbildung fähig sind.

Wir wissen derzeit auch noch nicht im mindesten, welche Wirkungen bei der supponierten Tätigkeit lebender Markstrahl- und Holzparenchymzellen zum Aufstiege des Wassers in Frage kommen könnten. Ewart hat sich in seinen mehrfach angeführten Studien (1905) gleichfalls zu dem Ausspruche genötigt gesehen, daß es unbekannt sei, durch welche Mittel diese Zellen direkt Wasser nach einer bestimmten Richtung pumpen könnten. Versuche, welche der genannte Autor in der Art anstellte, daß an die abgeschnittenen Zweigenden in der Krone hoher Bäume Manometerröhren angesetzt werden, zeigten nur negative Ergebnisse bezüglich eines Blutungsdruckes; daß einige Tropfen Flüssigkeit in die Röhren ausgetreten waren, konnte nicht für die Existenz einer aktiven Flüssigkeitsausscheidung durch lebende Holzparenchymzellen verwertet werden. Allerdings ist damit noch nicht gezeigt, daß die Verhältnisse in den älteren Stammteilen ebenso liegen. Ganz ausgeschlossen scheint es zu sein, daß von den Blättern hoher Baumkronen direkt hohe osmotische Saugwirkungen entfaltet werden, wie sie zum Heben des Wassers auf viele Meter erforderlich wären. Übrigens haben plasmolytische Versuche Ewart's direkt erwiesen, daß in den Mesophyllzellen von Blättern aus den höchsten Baumkronen kein höherer Turgordruck herrscht, als in der Regel an Blattzellen beobachtet wird.

Ich möchte der plasmolytischen Methode mehr Beweiskraft zuschreiben, als der von Dixon und Joly⁴⁾ angewendeten Methode, welche darin bestand, daß die Blätter in einem Rezipienten hohem Luftdruck ausgesetzt wurden und der Grenzwert des eben noch ohne

¹⁾ Henry H. Dixon, Scient. Proceed. Roy. Dublin Soc., Vol. XI Nr. 2, August 1905.

²⁾ L. Jost, Botan. Ztg., 1905, Abt. II p. 244.

³⁾ P. Kosaroff, Einfluß verschied. auß. Faktoren auf d. Wasseraufnahme d. Pfl. Inaug.-Diss., Leipzig 1897; Beihefte zum Bot. Centr., Bd. XII p. 293 (1902).

⁴⁾ J. Joly, Ann. of Bot., Vol. X p. 654 (1896).

Welken ertragenen Druckes als Maß des osmotischen Druckes in den Zellen angesehen wurde.

Osmotische Kräfte konnten auch in den interessanten Versuchen von Vines¹⁾ an toten blattlosen Zweigen nicht in Frage kommen. Objekte, die eine Saugkraft entfalteten, welche eine Wassersäule bis etwa 6 m zu heben imstande wäre. Leider läßt sich derzeit keine bündige Erklärung dieser von Vines als nicht weiter analysierbar bezeichneten Experimente geben.

Näher zu analysieren und zu vervollkommen wären endlich die bemerkenswerten Experimente von Dixon²⁾, welche zeigten, daß lebende Zweige Eosinlösung auch dann energisch bis in die Blätter ansaugen, wenn dieselben allseits von wasserdampfgesättigter Atmosphäre umgeben sind oder sogar in Wasser untergetaucht sind. Hier kann natürlich ein Zug durch Transpiration oder Abgabe von Wasserdampf von den feuchten Zellwänden nicht angenommen werden. Es scheinen die Laubblätter aber besonders kräftig die Eosinlösung anzusaugen. Tote Zweige und Blätter nahmen in Dixon's Versuchen keine Eosinlösung auf. An dieser Stelle sei auch darauf hingewiesen, daß wir R. Pond³⁾ neue Untersuchungen über die Frage verdanken, ob auch in submersen Wasserpflanzen ein Wasserstrom sich aus den Wurzeln nach Stamm und Blättern bewegt. Dieselben haben wohl endgültig den gesuchten Nachweis erbracht, daß ein solcher Wasserstrom tatsächlich existiert. Hochreutiner⁴⁾ hatte nur an Pflanzen ohne Wurzeln experimentiert.

Solche Erfahrungen demonstrieren uns gleichzeitig die Unabhängigkeit der Wasseraufnahme durch die lebensfähigen Wurzeln von dem Grade, in welchem Wasser als Dampf oder Flüssigkeit durch die Laubblätter ausgeschieden wird. Es wäre grundsätzlich deswegen wünschenswert, wenn künftige Transpirationsversuche sich nicht allein mit der Wägung der Pflanzen und der Sicherstellung ihres Gewichtsverlustes begnügen würden, sondern auch die Flüssigkeitsaufnahme durch die Wurzeln messend verfolgten. In der Tat hat z. B. Ricome⁵⁾

¹⁾ S. H. Vines, *Annals of Botany*, Vol. X p. 644 (1896).

²⁾ Henry H. Dixon, *Proceed. Royal Irish Acad.*, Ser. 3 Vol. IV Nr. 5, January 10, 1898.

³⁾ Raymond H. Pond, *The Biologic. Relation of Aquatic Plants to the Substratum*, Washington 1905 (U. S. Commiss. of Fisheries).

⁴⁾ Hochreutiner, *Revue Génér. de Botan.*, T. VIII p. 158 (1896).

⁵⁾ H. Ricome, *Compt. rend.*, Tom. CXXXVII p. 141 (1903). — Ergänzende Bemerkungen zur Darstellung des Wassertransportes. Die Arbeit von Marx Jantzen (*Rech. expérim. sur les causes de l'ascension de la sève dans les arbres*, Kjöbenhavn 1902) war mir nicht zugänglich. Nach einem Referate von Forsild in *Just* 1902 II 617 nimmt der Verf. auf Grund von Versuchen mit Flüssigkeiten in befeuchteten Glasröhren an, daß der Wasserstrom nur mit Hilfe des normalen Luftdruckes und der Transpirationssaugung in Betrieb erhalten wird. Die Arbeit

bereits angegeben, daß der Einfluß von Kochsalz im Bodensubstrat vor allem in einer Hemmung der Flüssigkeitsaufnahme durch die Wurzeln besteht, während die Transpiration selbst wenig beeinflußt erscheint.

Die Abgabe von Wasserdampf aus der Pflanze.

Eine Reihe der allerwichtigsten Stoffwechselprozesse bringt es mit sich, daß die Landpflanzen aus ihrem Substrate Wasser in großem Überschusse aufzunehmen genötigt sind; vor allem die hinreichende Versorgung mit Mineralstoffen, welche sämtlich in sehr verdünnter Lösung in der Bodenfeuchtigkeit dargeboten werden, und sodann die photosynthetische Zuckerbildung im Chlorophyllapparat, zu deren Unterhaltung neben Kohlensäurebezug aus der Atmosphäre eine reichliche Versorgung mit Wasser gehört, als Material zur Synthese. Die Abgabe des überschüssigen Wassers an die Umgebung zählt dann zu den konsequent anschließenden physikalischen Prozessen, ebenso wie die Abgabe des Wassers, welches in den Oxydationsprozessen, in der Sauerstoffatmung, formiert wurde. Zweifellos erscheint der Transpirationsstrom in so vielfältiger Beziehung zu verschiedenen physikalischen und chemischen Prozessen im Organismus der Landpflanze, daß wir ihm eine sehr hohe physiologische Bedeutung beizumessen haben. Deswegen ist es auch jetzt, wo wir wissen, daß die abgegebene Wasserdampfmenge die Resultante der Wasserdampfabgabe aus den verschiedensten Prozessen im Organismus ist, angezeigt, die Transpiration von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu betrachten. Bei den einschlägigen Studien ist die von Burgerstein¹⁾ verfaßte sorgfältige Monographie der Transpirationsliteratur ein willkommener Behelf, welcher die Geschichte des Gegenstandes bis zum Jahre 1904 umfaßt.

Für die Frage, wie die Transpirationsgröße mit der Bedeutung der Transpiration für die Lebensfunktionen zusammenhängt und welche Adaptionen oder Selbststeuerungen bei Änderung der klimatischen Bedingungen an den Pflanzen hinsichtlich der Transpiration eintreten, ist das Studium der Tropenflora im Vergleiche zu der Flora gemäßigter Klimate nicht ohne Bedeutung. Doch scheint nach den bisher vorliegenden Erfahrungen, welche teilweise schon bei Pfeffer citiert wurden, die Sachlage noch nicht geklärt zu sein, und sowohl

wurde von A. Krogh (vgl. Just ib.) kritisch besprochen. In der kurzen Mitteilung von K. Fuchs, Beihefte z. bot. Zentrbl., Bd. X p. 305 (1901) wird die Wasserströmung auf osmotische Vorgänge zurückgeführt. Die (bereits von Pfeffer gelieferte) Grundüberlegung ist richtig; der Beweis vorhandener Pumpkräfte in lebenden Zellen wird aber leider auch hier nicht geliefert.

¹⁾ A. Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, Jena 1904.

Versuchsanstellung als Fragestellung wären bei künftigen Experimentaluntersuchungen zu modifizieren. Ohne auf die Kontroverse zwischen verschiedenen Forschern (Haberlandt¹⁾, Giltay²⁾, Burgerstein³⁾) näher einzugehen, möchte ich bemerken, daß auch in den Tropen stärker und schwächer transpirierende Pflanzen gefunden werden, und daß, konform den neueren Erfahrungen von Holtermann⁴⁾, die Transpiration der Pflanzengenossenschaft einer tropischen Lokalität voraussichtlich zuzeiten hinter europäischen Mittelwerten zurückstehen, sie aber andererseits zuzeiten übertreffen kann. Ehe man eine Schätzung der Durchschnittsgröße der tropischen Transpiration wagen kann, wären wohl sehr ausgedehnte Erfahrungen an verschiedenen Orten noch zu sammeln.

Seit den 1894 publizierten grundlegenden Untersuchungen von E. Stahl ist es außer Zweifel gesetzt, daß die Wasserdampfabgabe im Wege der Spaltöffnungen weitaus über die Abdunstung des Wassers durch die geschlossene Hautdecke (Cuticula) dominiert. Die ungleich größere Transpiration der Spaltöffnungen führenden Blattunterseite ist bekanntlich durch Stahl in sehr handlicher Weise durch Auflegen von Kobaltchlorürpapier gezeigt worden, und auch in neuerer Zeit haben mehrere Forscher die Kobaltmethode erfolgreich benützt. So verdanken wir Wulff⁵⁾ interessante Beobachtungen über die Flora von Spitzbergen. Bei der arktischen Flora scheint die Transpiration häufig recht gering zu sein und beschränkte Regulationsfähigkeit zu besitzen. Rosenberg⁶⁾ untersuchte mit Hilfe der Kobaltmethode nochmals die Transpiration der Halophytenflora. Hier ist noch nicht alles klar gestellt. Stahl's Ansicht, daß die Spaltöffnungen der Salzpflanzen unvollkommen funktionieren, soll nach Rosenberg nicht zutreffen. Woher aber der merkwürdige Befund des letztgenannten Autors (Diels⁷⁾) bestätigt denselben kommt, daß trotz zahlreicher Spaltöffnungen auf der Blattoberseite mancher Halophyten, die Blattunterseite stärker transpiriert, wäre noch zu erklären. Rosenberg⁸⁾ hat ferner die Kobaltprobe bei der Untersuchung mehrjähriger Blätter nordischer Pflanzen ange-

¹⁾ G. Haberlandt, Jahrbüch. wiss. Bot., Bd. XXXI p. 273 (1898); XXXIII p. 166 (1899).

²⁾ E. Giltay, *ibid.*, Bd. XXX p. 615 (1897); XXXII p. 477 (1898); XXXIV p. 405 (1900); Beiheft. Bot. Centr., Bd. IX p. 112 (1900).

³⁾ A. Burgerstein, Ber. Botan. Ges., 1897, p. 154.

⁴⁾ K. Holtermann, Sitzungsber. Berliner Akad., Bd. XXX p. 656 (1902).

⁵⁾ Th. Wulff, Botan. Beobacht. aus Spitzbergen, Lund 1902.

⁶⁾ O. Rosenberg, Öfversigt Svenska Vet. Ak. Förh., 1897, Nr. 9, über die Transpiration der Halophyten.

⁷⁾ Diels, Botan. Centr., Bd. LXXV p. 242 (1898).

⁸⁾ Rosenberg, Öfversigt Svenska Vet. Ak. Förh., Stockholm 1900, Nr. 1, über die Transpir. mehrjähr. Blätter.

wendet. Endlich untersuchte Ferruzza¹⁾ die Transpirationsgröße von Succulenten und Palmen mittels der Kobaltmethode.

Seit der Einführung der Kobaltmethode ist übrigens die Untersuchungstechnik hinsichtlich der Wasserdampfabgabe durch die Spaltöffnungen durch eine Reihe bemerkenswerte Arbeiten gefördert worden, unter welchen die Untersuchungen von F. Darwin²⁾ in erster Linie namhaft zu machen sind. Nach Darwin vermag man durch ein sehr einfaches kleines Instrument, hergestellt durch einen einseitig befestigten Span aus gepreßtem und erhitztem Horn, welcher sich als Zeiger an einer Kartenblattskala bewegt, sehr gut die Wasserdampfabgabe durch die Spaltöffnungen zu kontrollieren. Statt dieses kleinen „Hornhygroskops“ kann man nach Benecke³⁾ ganz gut Streifen aus käuflichem „Gelatinepapier“ benutzen. Buscaglioni und Pollacci⁴⁾ haben gezeigt, daß eine Lösung von Kolloidum in Ätheralkohol auf die Blattfläche gebracht überall da ein trübes Erstarrungshäutchen bildet, wo Wasser oder Wasserdampf damit in Berührung kamen. Man kann auf diese Art nicht nur die Transpiration durch die Stomata demonstrieren, sondern auch zeigen, daß die Wasserdampfabgabe durch die geschlossene Cuticula dort am stärksten ist, wo die Seitenwände der Epidermiszellen sich an die Außenwand ansetzen.

Ein selbstregistrierender Apparat zur Beobachtung der Wasserdampfabgabe durch die Spaltöffnungen wurde von F. Darwin⁵⁾ dadurch in sinnreicher Weise konstruiert, daß er die Abkühlung durch die Wasserverdunstung mittels eines selbstregistrierenden „Widerstandsthermometers“ verzeichnen ließ. Der elektrische Leitungswiderstand eines feinen Platindrahtes, welcher dem Blatte aufgelegt wird, ändert sich durch die Temperaturschwankung, welche die Wasserverdunstung hervorruft, so stark, daß durch ein selbstregistrierendes Meßinstrument hiervon brauchbare Kurven verzeichnet werden können.

Immerhin dürfte sich als die am allgemeinsten anwendbare, besonders bei Freilandversuchen gut durchzuführende Methode derzeit noch immer die „Kobaltmethode“ ansehen lassen. Da Schellenberg⁶⁾ angibt, daß in manchen Fällen die Kobaltprobe positive Resultate anzeigt, wenn man mikroskopisch die Spaltöffnungen noch als geschlossen betrachten muß, so ist es nicht unmöglich, daß öfters die Kobaltmethode bereits so geringe Grade des Öffnens der Stomata

¹⁾ G. Ferruzza, Just Botan. Jahresber., 1899, p. 124.

²⁾ F. Darwin, Observations on Stomata. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B Vol CXC (1898) pp. 531—621.

³⁾ W. Benecke, Botan. Ztg., 1899, II. Abt., Sp. 130.

⁴⁾ L. Buscaglioni u. G. Pollacci, Atti Istitut. Botan. Pavia, Vol. VII (1901).

⁵⁾ F. Darwin, Botan. Gaz., Vol. XXXVII p. 81, February 1904.

⁶⁾ C. Schellenberg, Botan. Ztg., 1896, I. Abt., p. 182.

anzeigt, daß wir bei der direkten mikroskopischen Inspektion noch kein Öffnen sicherstellen können.

Angesichts dieser Sachlage kann man heute vermuten, daß die meisten stärkeren Beeinflussungen der Transpirationsgröße durch das Spiel der Stomata wirken, wie sich bereits Stahl geäußert hatte. Insbesondere geht die Bestätigung der hohen Bedeutung der stomatischen Transpiration aus den citierten Untersuchungen Darwin's hervor. So läßt sich mit dem Hornhygroskop sehr gut verfolgen, wie bei einem abgeschnittenen verwelkenden Blatte allmählich Spaltöffnungsschluß und Transpirationsabfall eintritt. Bei Strand- und Wasserpflanzen funktionieren die Spaltöffnungen nicht so prompt beim Verwelken. Daß bei submersen Gewächsen die Spaltöffnungen vielfach nur als erblicher, in Reduktion begriffener anatomischer Charakter anzusehen sind, findet sich näher in einer Arbeit von Porsch¹⁾ ausgeführt. Spaltenschluß kann man bei geeigneten Objekten nach Darwin schon dadurch an den Blättern erzeugen, daß man den Stengel komprimiert und so die Wasserzufuhr temporär absperrt. In die trockene Zimmerluft gebracht reagieren Pflanzen durch Spaltenschluß ohne Welkungserscheinungen aufzuweisen. Die früheren widerspruchsvollen Untersuchungen über den Einfluß von Erschütterungen auf die Transpirationsgröße erfahren eine wesentliche Ergänzung durch die Feststellung Darwin's, daß schwache Erschütterungen keinen Effekt auf die Hygroskopablesungen ausüben, daß aber stärkeres Schütteln zugleich mit Welken Spaltenschluß hervorruft. Diese Tatsachen sind von erheblichem Interesse für die Kenntnis der Wirkung von Wind auf die Pflanzen, welche in letzter Zeit durch Untersuchungen von A. Hansen²⁾ näher zergliedert worden ist. Allerdings scheint es noch nicht bekannt zu sein, in welchem Maße Spaltöffnungsschluß durch andauernde starke Windwirkung bei Pflanzen an ihren natürlichen Standorten erzielt werden kann. Die von Hansen beobachteten Schädigungen sprechen dafür, daß sich viele Gewächse schlecht gegen die gesteigerte Transpiration bei starker Luftströmung schützen können.

Darwin fand weiter, daß Einwirkung von Chloroform oder Ätherdampf die Spaltöffnungen zu langsamem Schließen veranlaßt, worauf wieder Öffnung der Stomata eintritt. Kohlensäure wirkt ähnlich. Daß die Transpiration durch die genannten Anästhetika und CO₂ tatsächlich herabgesetzt wird, haben ferner auch Wägungsversuche von Dixon³⁾ aus neuerer Zeit dargetan. Da nach Dixon

¹⁾ O. Porsch, Sitzungsber. Wien. Akad., Bd. CXII, März 1903, p. 97.

²⁾ A. Hansen, Die Vegetation d. ostfriesischen Inseln, Darmstadt 1901; Flora, 1904, Bd. XCIH Heft I p. 32; Ber. Deutsch. bot. Ges., 1904, p. 371.

³⁾ H. H. Dixon, Proceed. Roy. Irish Acad. Dublin (Jan. 10, 1898).

in einer Atmosphäre aus reinem Sauerstoff die Transpiration namhaft gesteigert ist, so wäre es noch interessant, das Verhalten der Stomata unter diesen Versuchsbedingungen kennen zu lernen.

Im Sonnenlichte fand Darwin die Spaltöffnungen mit einigen Ausnahmen bei allen untersuchten Pflanzen weiter geöffnet als im diffusen Lichte. Helles diffuses Licht wirkt wiederum sehr merklich stärker auf den Öffnungsgrad als minder helle Beleuchtung. Im Dunkeln, an regnerischen Tagen, wurden die Stomata auch im Sommer geschlossen gefunden. Bezüglich der Transpiration im hellen Sonnenlichte sei auch auf die eingehenden Studien von Hesselman¹⁾ über die Pflanzengenossenschaften auf sonnenoffenen Wiesen hingewiesen. Die daselbst wachsenden Sonnenpflanzen haben nach Ausweis der Kobaltprobe besonders starke Transpiration, die im Vereine mit der meist reichlichen Ausbildung des Palissadengewebes auf die intensive Assimilationstätigkeit hindeutet. Die Transpirationsgröße von Sonnen- und Schattenblättern desselben Pflanzenindividuums scheint noch wenig untersucht zu sein. Für *Olea europaea* und andere Pflanzen der mediterranen Hartlaubflora hat Bergen²⁾ nachgewiesen, daß die Sonnenblätter die 3—10fache Transpiration der Schattenblätter besitzen. Es kann nach den Feststellungen von Bergen die Transpirationsgröße bei hartlaubigen Xerophyten der Mediterranflora übrigens überraschend hoch steigen, so daß sich kaum sagen läßt, daß xerophytische Blattstruktur und reichliche Transpiration unvereinbare Eigentümlichkeiten seien. Bei *Spartium junceum* fand Bergen³⁾ die relative Transpiration durch die Blätter bedeutend größer als die Transpiration der assimilierenden Zweige. Der Lichteinfluß auf die Bewegung der Stomata und auf die Transpiration wird ferner illustriert durch Versuche von Griffon⁴⁾, in welchen abwechselnd die beiden Seiten eines Blattes verdunkelt und belichtet wurden.

Auch die schwierige Frage nach dem nächtlichen Spaltenschluß wurde durch Darwin neuerlich geprüft. Ihm zeigten die meisten Landpflanzen ohne spezielle Anpassungseinrichtungen wenigstens teilweise nächtlichen Verschluß der Spaltöffnungen. Weniger häufig ist der nächtliche Verschluß bei nyktitropischen Pflanzen sowie bei Wasserpflanzen. Wie different die Urteile verschiedener Autoren über den „nächtlichen Spaltenverschluß“ auch in neuester Zeit lauten, zeigt ein Blick auf die Arbeiten von Schellenberg⁵⁾, wo das nächtliche

¹⁾ H. Hesselman, Beiheft. Botan. Centr., Bd. XVII p. 311 (1904).

²⁾ J. Y. Bergen, Botan. Gaz., Vol. XXXVIII p. 285 (1904).

³⁾ J. Y. Bergen, Botan. Gaz., Vol. XXXVI p. 464 (1903).

⁴⁾ E. Griffon, Compt. r., Tom. CXXXVII p. 529 (1903).

⁵⁾ Schellenberg, Botan. Ztg., 1896, I. Abt., p. 181.

Schließen als Regel hingestellt wird, und von Curtis¹⁾, wonach die meisten Pflanzen in der Dunkelheit weit offene Stomata haben sollen. Darwin's Befunde lassen sich ungezwungen mit den Resultaten von Stahl in Einklang bringen, wonach die Transpiration lebhaft funktionierender Blätter auch zur Nachtzeit mittels der Kobaltprobe oft nachgewiesen werden kann. Jedenfalls ist im Sinne der Ausführungen Darwin's das Öffnen und Schließen der Stomata lange kein so prägnant tagesperiodisch eintretendes Phänomen wie der Nyktitropismus.

In kohlensäurefreier Luft bleiben nach Darwin bei Lichtzutritt die Stomata offen; es konnten somit Schellenberg's Angaben über das Schließen der Stomata bei CO_2 -Entziehung nicht bestätigt werden.

Aus der reichen sonstigen Literatur über Transpirationsercheinungen können hier nur kurze Hinweise Platz finden. So bezüglich der Transpiration mehrjähriger (immergrüner) Blätter die Arbeiten von Kusano²⁾, Puglisi³⁾, Bergen⁴⁾ und Griffon.⁵⁾ Bezüglich der speziellen Anpassungen zur Vermeidung überreichlicher Transpiration bei Xerophyten: die Studien von Wulff⁶⁾, Reynolds⁷⁾, Mac Dougal⁸⁾; von Schostakowitsch⁹⁾ über Schutzanpassungen der Knospen sibirischer Holzgewächse; von Perlitzius¹⁰⁾ über die Transpiration begrannter Getreideähren. Über die Beziehungen der Transpiration zum Wachstum, zur Pflanzenproduktion, handeln Mitteilungen von Livingstone¹¹⁾, Wollny¹²⁾ und Maxwell.¹³⁾

Nur eine biologisch sehr bedeutungsvolle Erscheinung, deren Kenntnis wir Stahl¹⁴⁾ verdanken, verlangt in unserer Darlegung noch einen Platz: dies sind die Beziehungen der Transpiration (und Wasseraufnahme) zur Ausbildung der Mykorrhiza. Nach Stahl ersetzt der mit der Pflanze in Symbiose lebende Pilz bis zu einem gewissen Grade das Abgehen stärkerer Transpiration. Die biologische

¹⁾ C. Curtis, Bull. Torrey Botan. Club, Vol. XXIX p. 360 (1902).

²⁾ S. Kusano, Botan. Centr., Bd. LXXX p. 171 (1901); Journ. Coll. Scienc. Imp. Un. Tokyo, Bd. XV p. 313 (1901).

³⁾ Puglisi, Annali di Botanica, Vol. II p. 435 (1905).

⁴⁾ J. Y. Bergen, Botan. Gaz., Vol. XXXVIII p. 446 (1904).

⁵⁾ E. Griffon, Compt. r., Tom. CXXXVIII p. 157 (1904).

⁶⁾ Th. Wulff, Österr. botan. Zeitschr., Bd. XLVIII p. 201 (1898).

⁷⁾ R. Reynolds, The effect of bloom on transpiration (1898).

⁸⁾ D. T. Mac Dougal, Rep. of the Desert Botan. Labor, Tucson 1903, p. 38.

⁹⁾ W. B. Schostakowitsch, Botan. Centr., Bd. LXX p. 208 (1897).

¹⁰⁾ L. Perlitzius, Deutsch. landwirtsch. Presse, 1903, p. 450.

¹¹⁾ B. E. Livingstone, Botan. Gaz., Vol. XL p. 178 (1906).

¹²⁾ E. Wollny, Forsch. auf d. Geb. d. Agrik. physik., Bd. 20 p. 528 (1898).

¹³⁾ W. Maxwell, Landw. Versuchsstat., Bd. L (1900).

¹⁴⁾ E. Stahl, Jahrbüch. f. wiss. Bot., Bd. XXXIV p. 539. — Transpiration und Wasseraufnahme winterlich entlaubter Baumzweige: P. Kosaroff, Beiheft. bot. Centr., Bd. XI p. 60 (1902).

Bedeutung der Mykorrhiza sieht Stahl darin, daß die mykotrophen Pflanzen im Kampfe um die Nährsalze des Bodens mit den humusbewohnenden Pilzen besser zu konkurrieren imstande sind, als Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln.

Zur Messung der von der Pflanze abgegebenen Wasserdampfmenge verwendete Leavitt¹⁾ ein besonders eingerichtetes Psychrometer. Copeland²⁾ hat einen selbstregistrierenden Transpirationsapparat angegeben, ebenso Ganong.³⁾

Die verschiedenen Potetometer oder Potometer sind keine Transpirationsmessungsapparate, sondern dienen zur Messung der Wasseraufnahme. Ein derartiger kleiner handlicher Apparat ist das von Hall⁴⁾ beschriebene Meßinstrument. Die Kohl'sche Potetometerkonstruktion hat Mac Dougal⁵⁾ verbessert.

Kurz erwähnt seien noch einige Fragen über Wasseraufnehmende Pflanzenorgane. Nach Marloth⁶⁾ sind die Blattscheiden der kapländischen *Watsonia Meriana* Mill. zur Wasseraufnahme befähigt. Unsere einheimischen *Dipsacus*arten, in deren trogartig vertieften und verwachsenen Blattbasen sich häufig Regenwasser sammelt, ziehen hingegen, auch nach der letzten Untersuchung von Rostock⁷⁾, kaum einen Nutzen aus dieser Erscheinung. Ganz allgemein hatte Borzi⁸⁾ versucht, die scheidenartigen Blattbasen von *Dianthus*arten, *Umbelliferen* und *Gramineen*, speziell bei den xerophytischen Formen, als Wasseraufnehmende Organe hinzustellen.

Bezüglich der Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen ist die Wasseraufnahme durch das Velamen noch nicht in jeder Richtung geklärt. So bleibt es wohl noch durch eingehende Untersuchungen in den Tropen selbst zu entscheiden, wieweit die Behauptung von Nabokich⁹⁾ zu Recht besteht, daß die Luftwurzelhülle ausschließlich durch Aufsaugen und Festhalten des an den Wurzeln entlang herabrinnenden Regenwassers wirkt. Daß andererseits aber die zuerst von Schleiden vertretene und in der späteren Literatur vielfach wiedergegebene Ansicht über die Wasserdampfkondensation durch das Velamen einer ausgiebigen Korrektur bedarf, scheint mir zweifellos. Bei den *Tillandsien* und bei anderen epiphytischen Bro-

¹⁾ R. G. Leavitt, *Americ. Journ. Scienc.*, V, p. 440 (1898).

²⁾ E. B. Copeland, *Botan. Gaz.*, XXVI (1898) p. 343.

³⁾ Ganong, ebenda, Bd. XXXIX p. 145 (1905).

⁴⁾ A. D. Hall, *Ann. of Botan.*, Bd. XV p. 558 (1901).

⁵⁾ Mac Dougal, *Bot. Gaz.*, Vol. XXIV p. 110 (1897).

⁶⁾ R. Marloth, *Festschr. f. Schwendener* (1899) p. 421.

⁷⁾ R. Rostock, *Botan. Ztg.*, 1904, I. Abt., p. 11.

⁸⁾ A. Borzi, *Nuov. Giorn. Botan. Ital.*, 1896, p. 80.

⁹⁾ A. Nabokich, *Botan. Centralbl.*, Bd. LXXX p. 331 (1899).

meliaceen sind, wie Schimper¹⁾ zuerst gezeigt hat, die Schuppenhaare der Blattscheiden und Blattspreiten als wasseraufnehmende Organe wirksam. Der Mechanismus dieser Wasseraufnahme wurde in seinen wesentlichen Grundzügen durch Mez²⁾ klar gelegt.

Ausscheidung von flüssigem Wasser.

Bei unseren einheimischen Pflanzen ist bekanntlich die Flüssigkeitsausscheidung aus abgeschnittenen Stammstümpfen, welche man „Bluten“ oder „Tränen“ nennt, gewöhnlich nur bei Beginn der Vegetationsperiode stark nachweisbar. Später, wenn mit der Entwicklung des Laubes die Transpiration auf hohe Beträge steigt, pflegen eingesetzte Manometer keinen positiven Druck mehr anzuzeigen, sondern im Gegenteil verminderten (negativen) Druck. Eine allgemeine Regel ist dies jedoch nicht. Sehr lehrreich sind die Versuche an tropischen Holzgewächsen in dieser Hinsicht, welche Molisch³⁾ zu Buitenzorg ausgeführt hat. Bei *Conocephalus*, *Laportea* tropfte aus den Bohrlöchern des völlig belaubten Stammes reichlich Flüssigkeit aus, und an eingesetzten Manometern wurden Drucke bis zu 1.5 Atmosphären abgelesen. Im übrigen ist jedoch das Bluten tropischer Pflanzen vergleichend an vielen Objekten bisher noch nicht untersucht worden. Bereits vor Molisch hat Figdor⁴⁾ zu Buitenzorg Manometerversuche an hohen Bäumen angestellt, welche später für die Blutungsfrage erhebliches Interesse erhalten haben. Bemerkenswert ist bei Figdor's Versuchen das häufige Auftreten von hohen Druckwerten, wie sie an Pflanzen in unseren Breiten noch kaum beobachtet worden waren. An *Schizolobium excelsum* wurde als Höchstwert einmal 8,5 Atmosphären Überdruck abgelesen.

Da solche Manometersteighöhen naturgemäß erst nach längerer Zeit erreicht werden können, so sind solche Resultate recht vieldeutig, indem die Pflanze innerhalb einer Reihe von Wochen Zeit genug hat, um auf die Verletzung hin in verschiedener Art zu reagieren. In der Tat haben die auf längere Zeit hin ausgedehnten kritischen Untersuchungen von Molisch gezeigt, daß beim Bluten verschiedene Wundreizwirkungen eine erhebliche Rolle spielen können. Zunächst wurde Molisch⁵⁾ bei der Beobachtung der Sekretion des Zuckersaftes aus den jungen Blütenständen von Palmen darauf aufmerksam,

¹⁾ A. F. W. Schimper, Botan. Mitteilg. a. d. Tropen, Bd. II p. 66 (1888). Pflanzengeographie (1898) p. 349.

²⁾ C. Mez, Jahrbüch. f. wissensch. Botan., Bd. XL p. 157 (1904).

³⁾ H. Molisch, Annal. Jard. Bot. Buitenzorg, Supl. II p. 23 (1898).

⁴⁾ W. Figdor, Bot. Centr., Bd. LX p. 199 (1894); Sitzungsber. Wien. Akad. Bd. CVII, I, Juni 1898.

⁵⁾ Molisch, Sitzungsber. Wien. Akad., Bd. CVII, I, Dezemb. 1898.

daß die erste Verletzung noch keine Saftausscheidung bewirkt, sondern daß man 4—5 Tage hindurch immer wieder Verletzungen anbringen muß, um das Abtropfen des Saftes in Gang zu bringen. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß der „Wurzeldruck“ der Palmen bei der Entstehung jener Sekretion unbeteiligt ist und daß im Sinne der Ansicht des genannten Forschers osmotische Wirkungen lokaler Natur die Blutung hervorrufen. Später gelang es nun Molisch¹⁾ auch zu zeigen, wie an einheimischen Bäumen lokaler Blutungsdruck entsteht und daß derselbe hohe Werte erreichen kann. Macht man den Versuch zur geeigneten Jahreszeit, wenn die Vegetationstätigkeit möglichst lebhaft ist, so entsteht um die eingesetzten Manometer mit der Zeit ein Wundparenchym, welches namhafte Flüssigkeitsausscheidung zeigt und nach längerer Zeit positiven Manometerdruck hervorruft. Frische Bohrlöcher zeigen aber immer nur negativen Druck an; die positiven Drucke sind rein lokale Wundwirkung. Manometerversuche sind somit immer mit großer Kritik zu behandeln, wenn sie auf längere Zeit ausgedehnt werden.

Einige (nicht weiter kritisch verfolgte) Beobachtungen über Blutungsdruck hat ferner Ewart²⁾ veröffentlicht. Einen Apparat, mit welchem man gleichzeitig den Wurzeldruck einer Pflanze und die Saugung durch transpirierende Zweige messend verfolgen kann, ist das „Pinometer“ von Darbishire.³⁾

Im übrigen wurden weitere Fortschritte, speziell über die physikalisch-chemische Natur des Blutungsvorganges nicht erzielt.

Seit Haberlandt 1894 unsere Kenntnisse von der Ausscheidung von Wassertropfen aus Blättern durch ein genaues Studium der Ausscheidungsorgane: der Wasserporen und Wasserdrüsen, gefördert hat, steht dieses Thema in der Reihe der aktuellen Fragen der letzten Jahre.

Man kann jedoch nicht sagen, daß in den meisten einschlägigen Arbeiten die Sachlage von jenem generellen Standpunkte aus behandelt wurde, der in Pfeffer's Physiologie 1897 klar hervorgekehrt worden ist. Die Literatur über die Hydathoden der Blätter zeigt zur Genüge, wie schwer es ist, über den Mechanismus dieser Wassersekretion ins Reine zu kommen, ohne erst relativ einfache Fälle, wie die Wasserausscheidung aus einzelligen Pilzen, z. B. *Pilobolus*, genauer studiert zu haben. Für *Pilobolus* hat schon 1897 Pfeffer (l. c. p. 256) die Eventualitäten angedeutet, welche künftige Experimentaluntersuchungen zu entscheiden hätten.

Aber erst in jüngster Zeit versuchte Lepeschkin⁴⁾ diese wichtige experimentelle Entscheidung anzubahnen. Die Sekrettröpf-

¹⁾ H. Molisch, Botan. Ztg., 1902, I. Abt., p. 45.

²⁾ Ewart, Ann. of Bot., 1904, Vol. XVIII p. 181.

³⁾ O. V. Darbishire, Botan. Gaz., 1905, Vol. XXXIX p. 356.

⁴⁾ W. Lepeschkin, Beiheft Bot. Centr., Bd. XIX 1. Abt. p. 409 (1906).

chen des Pilobolus enthalten so wenig osmotisch wirksame Stoffe in Lösung, daß man nicht an eine wasseranziehende Wirkung von ausgeschiedenen Substanzen denken kann, sondern daß man die Ursache der Sekretion in das Innere der Zellen verlegen muß. Jedoch auch von einer ungleichen Verteilung der osmotisch wirksamen Plasmastoffe können wir in unserem Falle, wie Lepeschkin ausführt, nicht sprechen. Hingegen machen es einige Beobachtungen dieses Forschers wahrscheinlich, daß die unteren, wasseraufnehmenden Teile der Sporangienträger einen größeren osmotischen Druck entwickeln können als die wassersezernierenden oberen Anteile derselben. Damit würde es möglich, an eine Anwendung jenes Pfeffer'schen Schemas zu denken, welches durch ungleiche Permeabilität der Plasmahaut sekretorische Vorgänge erklärt. In der Tat findet Lepeschkin eine Reihe von Tatsachen, welche sich am besten durch die Hypothese verstehen lassen, daß die Wassersekretion von Pilobolus durch eine differente Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe an den oberen und unteren Teilen der Sporangienträger bedingt ist. Allerdings wäre es noch sehr wünschenswert, an den zahlreichen anderweitigen Objekten, welche einfache Fälle von Wassersekretion darbieten, wie Marchantiarhizoiden, Wurzelhaaren, Vaucheria, die Frage eingehend weiter zu studieren.

Das angeführte Beispiel von Pilobolus zeigt zur Genüge, welche relative Bedeutung die Schlagworte „Aktivität der Hydathoden“ und „passive Sekretion durch Filtrationsdruck“ besitzen und daß keiner dieser Begriffe zu einer einfachen Fassung des einschlägigen physikalischen Problems Anlaß bietet.

Die ungemein verbreitete Ausscheidung von Wassertropfen aus unverletzten Pflanzenorganen ist auch in ihrer biologischen Bedeutung noch recht wenig gekannt. Ein sehr merkwürdiger Fall ist die Wasserausscheidung innerhalb der Höhlungen der Schuppenblätter des Lathraea-Rhizoms, wobei nach Goebel¹⁾, Groom²⁾ und Haberlandt³⁾ unstreitig die Drüsenhaare der Höhlenwände als Sekretionsorgane (Hydathoden) fungieren. Aber selbst die ökologische Rolle der wassersezernierenden Organe an Laubblättern ist uns noch nicht klar. Wenigstens haben Versuche von Lepeschkin⁴⁾ aus neuerer Zeit gezeigt, daß diese Hydathoden zwar im Sinne früher geäußerter Ansichten Injektion der Intercellularen mit Wasser bei zunehmendem Blutungsdrucke bis zu einem gewissen Grade verhindern, daß sie jedoch nicht unbedingt zum Leben der Pflanze erforderliche Organe darstellen.

¹⁾ K. Goebel, Flora, 1897, p. 444.

²⁾ P. Groom, Ann. of Bot., Vol. XI p. 385 (1897).

³⁾ G. Haberlandt, Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXX p. 511 (1897).

⁴⁾ Lepeschkin, Flora, 1902, Bd. XC p. 42.

Die Wasserausscheidung aus Laubblättern ist übrigens in manchen Fällen quantitativ recht bedeutend und kann, wie eine Nachprüfung älterer Angaben durch Molisch¹⁾ bestätigt hat, z. B. bei *Colocasia nymphaeifolia* zu einem Herausschleudern von Wassertröpfchen aus der Spitze der jungen eingerollten Blätter Anlaß geben. Diese Pflanze vermag in einer Nacht fast 100 ccm Flüssigkeit zu sezernieren. Nach Goebel²⁾ gehört auch *Elatostemma sessile* zu den kräftig Wasser ausscheidenden Pflanzen.

Die Sekretion des Wassers geschieht bei den Laubblättern bekanntlich entweder durch die sog. „Wasserspalt“ (Wasserporen) oder, wie in neuerer Zeit, und zwar zuerst an tropischen Gewächsen, entdeckt wurde, durch oberflächlich gelagerte „Wasserdrüsen“ (Hydathoden: Haberlandt). Die schuppenförmigen Hydathoden im Kelche von *Spathodea campanulata*, welche die Flüssigkeitsansammlung in diesen „Wasserkelchen“ veranlassen, brachten, wie bekannt, Treub (1889) zuerst auf den Gedanken, daß auch Trichome als wasserabscheidende Organe auftreten könnten. *Spathodea* wurde sodann von Koorders³⁾ näher untersucht. Bei *Tecoma* konstatierte Shibata⁴⁾, daß die von den Kelch- und Kapselhydathoden ausgeschiedene Flüssigkeit zuckerhaltig ist und durch Karbonate alkalische Reaktion erhält; ihre braune Farbe scheint von phenolartigen Stoffen herzurühren. Haberlandt's ausgedehnten Untersuchungen verdanken wir den Nachweis, daß haarartige Hydathoden sehr verbreitet vorkommen und daß mindestens für einen Teil derselben nicht der Blutungsdruck als Sekretionsursache anzunehmen ist, sondern Kräfte, welche im Sekretionsorgane selbst ihren Sitz haben. Allerdings muß es noch dahingestellt bleiben, ob nicht in manchen Fällen die Drüsensekretion auf Absonderung eines mehr weniger dünnen Schleimes hinausgeht und nicht als eigentliche Wasserausscheidung aufzufassen ist.⁵⁾

Haberlandt⁶⁾ hatte sich bei der Begründung seiner Ansicht vor allem auf Versuche gestützt, welche ihm gezeigt hatten, daß nach Bepinseln der Hydathoden führenden Blattoberfläche mit alkoholischer Sublimatlösung die Wasserausscheidung im dampfgesättigten Raume sistiert. Man vermag aber auch durch direkte mikroskopische Beobachtung wenigstens in manchen Fällen, wie bei den Köpfchenhaar-

¹⁾ H. Molisch, Bericht. botan. Gesell., Bd. XXI (1903) p. 381.

²⁾ Goebel, Flora, 1897, p. 74.

³⁾ S. H. Koorders, Ann. jard. bot. Buitenzorg, Vol. XIV p. 354 (1897).

⁴⁾ K. Shibata, Botan. Centr., Bd. LXXXIII p. 350 (1900).

⁵⁾ Hierzu O. Spanjer, Botan. Ztg., 1898, I. Abt., p. 35. — Lepeschkin, Beiheft Bot. Centr., Bd. XIX, 1. Abt., p. 436.

⁶⁾ Zu den bereits in Pfeffer's Handbuch citierten Arbeiten Haberlandt's füge ich noch hinzu: Haberlandt, Jahrb. wiss. Botan., Bd. XXX p. 511 (1897); Botan. Ztg., Bd. LVI p. 177 u. 315 (1898); Festschr. f. Schwendener (1899) p. 104. — Vgl. auch Copeland, Bot. Gaz., 1902, p. 300.

Hydathoden von *Phaseolus multiflorus*, sich davon zu überzeugen, daß es wirklich diese Trichome sind, welche die Wasserausscheidung bedingen (Nestler¹⁾, Lepeschkin²⁾).

Für *Nicotiana* und *Glaux maritima* hat Minden³⁾ gezeigt, daß es die Trichome sind, welche als wassersezernierende Organe dieser Pflanzen anzusehen sind.

Es ist deswegen die anfänglich von Nestler⁴⁾ ausgesprochene, auch von Spanjer geteilte Ansicht abzuweisen, daß in allen Fällen Wasserspalten bei der Tropfenausscheidung beteiligt seien.

Daß der Blutungsdruck zur Erklärung der Wasserausscheidung aus den Trichomhydathoden von *Phaseolus* allein nicht genügt, hat Nestler bereits hervorgehoben. Dieser Autor vertrat die Ansicht, daß der Sekretionsvorgang mit jenem der Nektarien zu vergleichen sei, indem sezernierte hygroskopische Substanzen das Wasser aus dem Zellinhalte der Haare anzögen. Er wies darauf hin, daß im Sekrete Kaliumbikarbonat nachweisbar sei, von welchem übrigens auch die alkalische Reaktion der ausgeschiedenen Flüssigkeit herrührt.⁵⁾ Jedoch ist diese Erklärung nach Lepeschkin's Versuchen nicht aufrecht zu erhalten. Die Wasserausscheidung bleibt energisch, wenn man auch die Sekretstoffe durch oftmaliges Waschen der Blattoberfläche immer wieder entfernt. Es hat vielmehr nach Lepeschkin die Ansicht sehr viel für sich, daß die Sekretionsmechanik bei den Trichomhydathoden von *Phaseolus* eine ganz analoge ist wie an den Sporangienträgern von *Pilobolus*. Plasmolytische Versuche ergaben, daß in den Trichomzellen von *Phaseolus* und *Nicotiana* ein höherer osmotischer Druck herrscht als in den Zellen der Blattepidermis und der Leitbündelscheiden. Wahrscheinlich ist auch hier zur Erklärung der Sekretion eine ungleiche Permeabilität der Plasmahaut für verdünnte Lösungen in den unteren und oberen Trichomzellen heranzuziehen.

Die Sekretion aus den typischen Wasserporen ist nach allem, was man hiervon weiß, direkt vom herrschenden Blutungsdruck abhängig. Bei *Fuchsia* konstatierte Haberlandt, daß Bepinseln mit alkoholischer Sublimatlösung, Einpressung von 5proz. CuSO_4 -Lösung, Chloroformierung, die Tropfenausscheidung an den Blattzähnen nicht

¹⁾ Nestler, Ber. Botan. Ges., 1899, p. 332; Sitzungsber. Wiener Akad., Bd. CVIII, I, Novemb. 1899, p. 690.

²⁾ Lepeschkin, Beiheft Botan. Centr., Bd. XIX, 1. Abt., p. 436.

³⁾ M. v. Minden, Beiträge z. anatom. u. physiol. Kenntnis Wasser sezernier. Organe. Bibl. bot., Nr. 46 (1899) p. 56.

⁴⁾ A. Nestler, Sitzungsber. Wien. Akad., Bd. CV, I, Juli 1896, p. 521; Bd. CVI, I, Juli 1897, p. 387.

⁵⁾ Im Sekrete der Trichomhydathoden von *Nicotiana* wies Minden (l. c. p. 59) Ca, Mg und KCl nach.

weiter stört. Bei *Ficus* und *Conocephalus* hingegen hörte die Sekretion nach derartigen Eingriffen völlig auf. Ob nun Haberlandt's Ansicht über die aktive Beteiligung des Epithems der Wasserspalten in den letzteren Fällen hinreichend begründet ist, wage ich nicht zu entscheiden. Vielleicht hat man hier Wasserporen mit einer Sekretionsmechanik vor sich, wie sie bei den Trichomhydathoden nachgewiesen ist, und hat hiervon die Wasserspalten vom *Fuchsia*-Typus bezüglich des Sekretionsmechanismus zu trennen. Bei *Tropaeolum* und *Sanguisorba officinalis* konnte Minden übrigens keinen merklichen Einfluß des Epithems auf die Intensität der Sekretion nachweisen.

Von erheblichem Interesse ist das Vorkommen von Hydathodenapparaten bei Sumpf- und Wasserpflanzen. Es handelt sich entweder um die über dem Ende des Mittelnerven unter der Blattspitze gelegenen Grübchen, welche Sauvageau 1890 zuerst als ouvertures apicales beschrieben hat, oder auch um richtige Wasserspalten. Sowohl die Scheitelöffnungen als die Wasserspalten sezernieren reichlich Flüssigkeit, wie in den letzterschiedenen Arbeiten von Minden¹⁾ und Weinrowsky²⁾ wieder bestätigt wurde. Minden untersuchte die Sekretstoffe mikrochemisch. Bei *Alisma* und *Damasonium* war reichlich CaCl_2 nachweisbar.

Dem Gesagten ist zu entnehmen, daß wir gegenwärtig anscheinend Grund haben, den Mechanismus der Hydathodensekretion für verschieden zu halten von denjenigen Vorgängen, welche bei der Sekretion der Nektarien mitspielen.

Mit Pfeffer und Wilson haben wir bekanntlich die Produktion von Zucker auf der Außenfläche der Nektarien als den primären Vorgang anzusehen, welcher die Sekretion von Honigsaft aufrecht erhält. In der Tat hört die Sekretion auf, wenn man durch Abspülen mit Wasser die Zuckerlösung entfernt. Wie sich der Zucker im Beginn der Sekretion bildet, welche Teile der Nektarienzellen an der Zuckerformation Anteil nehmen, ist derzeit noch unbekannt³⁾, und auch die letzten eingehenden histologischen Studien von Schniewind-Thies⁴⁾ haben hierüber die gewünschten Aufklärungen noch nicht erbringen können.

Die extrafloralen Nektarien wurden in ihrer Sekretionsmechanik sowie in ihren biologischen Verhältnissen in letzter Zeit durch

¹⁾ v. Minden, l. c., 1899, p. 1.

²⁾ P. Weinrowsky, Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot., Bd. III p. 205 (1898). — Anm. Die Arbeit von W. Edelstein, Über Blatthydathoden (Bull. acad. St. Pétersbourg, Vol. XVII p. 59 (1902)) war mir nicht zugänglich.

³⁾ Lit. hierzu wie überhaupt über die Biochemie der Nektarien: Czapek, Biochemie d. Pfl., Bd. I p. 405 (1904).

⁴⁾ S. Schniewind-Thies, Beiträge z. Kenntn. d. Septalnektarien, Jena 1897.

H. Haupt¹⁾ näher gewürdigt. Bemerkenswert ist, daß es nach diesen Studien Nektarien gibt, bei welchen die Zuckersekretion nach wiederholtem Entfernen des Honigsaftes immer wiederkehrt, so daß es schwer wird, der osmotischen Wirkung des Zuckers allein die Rolle als Movens der Sekretion zuzuteilen. Wahrscheinlich handelt es sich um Fälle, welche Übergänge zur Hydrathodensekretion darstellen. So war es bei *Impatiens parviflora* (Blattzähne), *Prunus Laurocerasus*. Weitaus häufiger sistiert jedoch auch nach Haupt Abwaschen die Nektarsekretion. In einzelnen Fällen (*Vicia Faba*, *Euphorbia*) hat das Sonnenlicht einen ausgesprochen anregenden Charakter. Sonst spielt Belichtung gegenüber der Nektarabsonderung eine geringe Rolle.

Die „Bestäubungstropfen“ aus dem Ovulum von *Taxus baccata* wurden mikrochemisch durch Fujii²⁾ untersucht. Zucker ist auch hier vorhanden. Über den Sekretionsmechanismus scheint für dieses Objekt noch nichts bekannt zu sein.

Kapitel VI.

Die Nährstoffe der Pflanzen.

Unter den von der Pflanze von außen her bezogenen Stoffen finden sich neben unverwendbaren nicht weiter in den Stoffwechsel eintretenden (aplastischen) Materialien diejenigen, welche die Pflanze zum Aufbaue ihres Körpers und zur Energiegewinnung notwendig braucht und die man als „Nährstoffe“ zusammenfaßt. Hier und da geraten in den Prozessen der Stoffaufnahme auch Substanzen in den lebenden Organismus, welche Hemmungen wichtiger Lebensfunktionen und den Tod bei ihrem Eintritt in den Chemismus der Pflanze herbeiführen; man nennt solche Stoffe Gifte. Es gibt aber noch eine weitere Reihe von Wirkungen durch aufgenommene Substanzen, welche darin bestehen, daß sie gewisse Funktionen in ihrer Intensität erhöhen, und man kann solche Stoffe als Stimulantia bezeichnen. Bei der näheren Untersuchung der stimulierenden und giftigen Wirkungen aufgenommener Substanzen hat es sich zunächst gezeigt, daß sehr häufig nur die angewendete Konzentration es bestimmt, ob eine und dieselbe Substanz stimulierend oder giftig wirkt. Ja, es wirken die meisten Gifte in sehr kleinen Konzentrationen ausgeprägt stimulierend. Dies ist aber nicht der einzige Fall, in welchem außer der spezifischen

¹⁾ H. Haupt, Flora, 1902, p. 1.

²⁾ K. Fujii, Bericht. Botan. Ges., Bd. XXI p. 211 (1903).

Eigenart des resorbierenden Organismus auch die Konzentration der Substanz Verschiedenheit des Effektes bedingt. Winogradsky's Feststellung, daß Zucker bereits in kleinen Dosen die Nitrifikationsmikroben schädigt, so daß dieser allgemein brauchbare Nährstoff hier giftiger wirkt, als Karbolsäure, war ein denkwürdiger Wendepunkt in unseren Ansichten über das relative Verhältnis der Begriffe „Nährstoff“ und „Gift“. Dieser Fall, ebenso wie die in meinem Laboratorium aufgefundenen saccharophoben Wasserbakterien, bieten Seitenstücke zur Aerophobie, der Schädigung von Mikroben durch den Sauerstoff der Luft, welcher für so zahlreiche Organismen ein unentbehrlicher Faktor des Lebens ist. Auch die nährenden Wirkungen sind ganz allgemein eine Funktion der Stoffkonzentration, und es hängt von dem betreffenden Organismus und seinen jeweiligen Lebensbedingungen ab, inwieweit bei der gebotenen Konzentration die eine oder die andere Art der Wirkung entfaltet wird. Umstimmungen sind gewiß sehr verbreitet möglich, und es ist Aufgabe künftiger Experimente, festzusetzen, welche Konzentration bei Einwirkung eines bestimmten Faktors nährend, giftige oder stimulierende Wirkungen entfaltet. Praktisch ist es oft schwer, die Grenze festzustellen, wo reine Giftwirkungen in osmotische Wirkungen, die nicht von der Spezifität des aufgenommenen Stoffes bestimmt sind, übergehen. Es ist gewiß bemerkenswert, daß bei der Anpassung an Ernährung durch sehr verdünnte Nährsubstrate auch die osmotische Schädlichkeitsgrenze tiefer herabgerückt erscheint, wie sich bei den saccharophoben Wasserbakterien feststellen ließ.

Läßt sich mithin zwischen Nährstoffen, Giften und Stimulantien keine scharfe Grenze ziehen, so sind andererseits die Nährstoffe wieder von sehr verschiedener Eignung und es gibt unzählige Abstufungen zwischen plastischen und völlig aplastischen Substanzen; überdies hängt auch hier wieder der Nutzwert ab von der Eigenart des Organismus und dessen Lebensbedingungen. Das Gesagte reicht hin, klarzulegen, wie sehr berechtigt es wäre, nur von nährenden, stimulierenden, giftigen Wirkungen der Stoffe zu sprechen, und nicht dogmatisch eine bestimmte Substanz in die Kasten der Nähr-, Gift- oder Reizstoffe einzuzwängen.

Unter den verbrennlichen Stoffen des Pflanzenkörpers fehlen niemals Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen, und es ist eine der vornehmsten Aufgaben der Ernährungsphysiologie, Herkunft und Aufbau dieser Stoffe zu erforschen. Man muß sich gerade auf diesem Gebiete hüten, einseitige Vorstellungen aufkommen zu lassen unter dem Eindrucke besonders weit verbreiteter Einzelfälle. So verleitete die mit imponierender Machtfülle in dem Haushalte unseres Planeten herrschende Kohlensäureassimilation der grünen Pflanzen im Sonnenlichte nur zu sehr, diesem Prozesse eine Sonderstellung einzuräumen

und ihn geradezu in Gegensatz zu bringen mit der Verarbeitung anderer Kohlenstoffverbindungen durch Bakterien, Pilze und Tiere. Die Mikrobiologie in erster Linie konnte uns lehren, daß es zahlreiche Zwischenstufen zwischen der photosynthetischen CO_2 -Verarbeitung durch chlorophyllgrüne Gewächse und der tierischen Ernährungsweise gibt, ganz abgesehen davon, daß uns der Chemiker kein Recht dazu einräumt, die Kohlensäure von den übrigen Kohlenstoffverbindungen prinzipiell zu sondern. Legen wir das Schwergewicht jedoch auf den Prozeß der Zuckersynthese, so erweitern wir ganz beträchtlich das gemeinsame Band der verschiedenen Organismen: denn die allermeisten Lebewesen sind tatsächlich in ihrem Stoffwechsel gleichsam auf die chemische Eigenart der sechswertigen Zucker abgestimmt. Keine andere Kohlenstoffverbindung erreicht an universeller Bedeutung den Traubenzucker, wie schon vor längerer Zeit E. Fischer¹⁾ mit großem physiologischen Scharfblick von chemischem Standpunkte aus ausgeführt hat, als die Fundamente der Stereochemie der Hexosen sich seinem Forscherblicke enthüllt hatten. Die stereochemischen Verbindungsfäden führen vom Traubenzucker zu den organischen Säuren, zu den Eiweißkörpern, vielleicht wird man ihnen sogar bei den cyklischen Pflanzenstoffen begegnen. Und dennoch ist es nicht ausgeschlossen, daß man bei näherer Kenntnis des Stoffwechsels der niederen Organismen Lebewesen finden wird, für welche der Zucker eine bedeutend geringere Rolle spielt, und für welche Gewinnung von Kohlenstoffverbindungen nicht gleichbedeutend ist mit Zuckersynthese, wie wir es von den chlorophyllgrünen Pflanzen, den phanerogamen Parasiten und Saprophyten, den Pilzen und vielen Bakterien heute mit Recht annehmen.

Die photosynthetische Kohlensäureassimilation.

Über dieses physiologische Gebiet, welches wohl stets im Vordergrund des allgemeinen Interesses bleiben wird, sind in den letzten Jahren mehr zusammenfassende Übersichten²⁾ erschienen, als über irgend eine andere Partie der Ernährungsphysiologie. Noch immer beziehen sich unsere Kenntnisse fast ausschließlich auf die Photosynthese chlorophyllgrüner Phanerogamen, Pteridophyten, Moose und Algen. Die sporadischen Fälle von CO_2 -Assimilation im Lichte durch Bakterien (die Purpurbakterien³⁾) von Engelmann; bezüglich der

¹⁾ E. Fischer, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XXVI p. 60.

²⁾ F. Czapek, Botan. Ztg., 1900, II. Abt., Nr. 5; Bericht bot. Gesellsch., Bd. XX (1902), Generalversammlungsheft; Biochemie d. Pfl., Bd. I p. 409 ff. (1905); H. Molisch, Verhandl. d. Assoc. internat. des Botanistes, Kongreß zu Wien 1905.

³⁾ Die neuesten Studien hierüber durch H. Molisch (Naturforscherversamml. Stuttgart 1906) liegen mir noch nicht in der ausführlichen Publikation vor. Die

wenigen angeblich chlorophyllhaltigen Spaltpilzformen ist physiologisch nichts bekannt); ferner die dubiöse CO_2 -Verarbeitung durch rote Hefe wurden in neuerer Zeit nicht studiert. Auch die chlorophyllhaltigen Tierformen sind biochemisch höchst unzulänglich bekannt, und die Aufsehen erregenden Angaben von M. v. Linden¹⁾ über Sauerstoffausscheidung bei grünen Schmetterlingspuppen im Lichte bedürfen in manchen Punkten einer Nachprüfung. Hinsichtlich der denkwürdigen Geschichte der Erforschung unseres Problems ist in dem Werke Wiesner's²⁾ über Ingenhouss ein wertvoller Beitrag geliefert worden.

Mit größtem Geschicke und bewundernswerter Ausdauer hat eine Reihe zeitgenössischer Forscher die Detailfragen hinsichtlich des Gaswechsels in der photosynthetischen Kohlensäureverarbeitung studiert, so daß man heute hierüber trefflich orientiert ist. In erster Reihe gehören hierher die Arbeiten von Brown und Escombe³⁾, welche uns einmal neue wertvolle Daten über die quantitativen Verhältnisse der Kohlensäureaufnahme durch die Blattflächen, sodann auch über die Schwankungen des CO_2 -Gehaltes der Luft in der Nähe des Bodens und über die Differenzen des CO_2 -Gehaltes der Luft in längeren Zeiträumen an demselben Orte geliefert haben. Der größere CO_2 -Reichtum der Luft in der Nähe des Bodens⁴⁾ und bei düngerreichem Boden, haben möglicherweise noch bedeutendere Wirkungen in der Ökologie der Pflanze im Gefolge, als wir derzeit sicher wissen. In einem Versuche Brown's nahmen die Blätter von *Helianthus* in 1 Stunde pro qm Blattfläche 412 ccm CO_2 auf, Blätter von *Catalpa bignonioides* 345 ccm CO_2 . Eine freie Oberfläche von Natriumhydroxydlösung wirkt nach Brown kaum doppelt so stark absorbierend auf die atmosphärische Kohlensäure, wie die Flächen von kräftig assimilierenden Blättern unter sonst gleichen Verhältnissen. Auch erklären die physikalischen Untersuchungen von Brown über die Abhängigkeit der Diffusionsgeschwindigkeit bei Gasen von der Öffnungsgröße feiner Poren völlig die auffallende Erscheinung, daß die von den Blättern durch die Stomata allein aufgenommene Kohlensäurequantität so groß ausfällt, als ob die gesamte Blattunterfläche leicht für CO_2 permeabel wäre. Die große Bedeutung der Stomata als Zuleitungswege für die

Farbstoffe der Purpurbakterien behandelt V. Arcichovskij, Acta Horti Botan. Petropolit. 1905.

¹⁾ M. v. Linden, Compt. rend., Tom. CXLI p. 1258 (1905). Verhandl. Gesellsch. Naturf., 1905, II. Abt., 1. Teil, p. 206.

²⁾ J. Wiesner, Jan Ingenhouss, Wien 1905.

³⁾ H. T. Brown, Address to the chem. sect. Brit. Assoc. Dover 1899. — Brown and Escombe, Phil. Tr. Roy. Soc. B., Vol. CXVIII p. 223 (1900); Proceed. Roy. Soc. B., Vol. LXXVI p. 118 (1905).

⁴⁾ Hierzu auch E. Demoussy, Compt. rend., Tom. CXXXVIII p. 291 (1904).

zu verarbeitende Kohlensäure beleuchten endlich auch die Experimente von Griffon¹⁾ unter einseitiger Schwärzung der Blattoberflächen.

Bezüglich des Nachweises des durch assimilierende Blätter produzierten Sauerstoffes verdienen die Methoden Beijerinck's²⁾ Erwähnung, der sich des Aufleuchtens von Photobakterien bediente, um auf Sauerstoffabgabe zu prüfen. Ob außer Sauerstoff noch andere Gase durch assimilierende Pflanzen abgegeben werden, ist sehr zweifelhaft, und ich bin der Ansicht, daß auch in den letzten einschlägigen Versuchen von Pollacci³⁾ (nach denen kleine Mengen von H_2 und CH_4 produziert werden) nicht alle Fehlerquellen ausgeschaltet waren.

Eine Nachprüfung ist ferner am Platze hinsichtlich der Versuchsergebnisse von Bottomley und Jackson⁴⁾, wonach Kohlensäure im Assimilationsprozesse entgegen früheren Angaben durch Kohlenoxyd substituierbar wäre.

Eine Reihe wichtiger neuerer Untersuchungen betrifft den Einfluß äußerer Faktoren auf die Intensität der Kohlensäureassimilation. 1. Sauerstoffmangel. Bei sinkender Sauerstoffpartiärpressung ändert sich nach Friedel⁵⁾ die Relation zwischen produziertem O_2 und verbrauchter (O_2 nicht: nur die Assimilationsintensität nimmt mit der Sauerstoffverarmung des umgebenden Mediums ab. Doch soll nach Kohl⁶⁾ Chlorophyllbildung selbst im sauerstofffreien Raume noch möglich sein. 2. Einfluß des CO_2 -Gehaltes des Mediums. Während Brown und Escombe⁷⁾ nach Beobachtung gewisser pathologischer Wirkungen durch mäßig hohe Kohlensäurekonzentrationen sich zu dem Schlusse bewogen fühlten, daß die gegenwärtig lebende Pflanzenwelt auf den herrschenden CO_2 -Gehalt der Atmosphäre gestimmt sei, fordern einige andere Experimentaluntersuchungen zu weiterer kritischer Zergliederung solcher Ergebnisse auf. Nachdem bereits Treboux⁸⁾ sowie Pantanelli⁹⁾ gefunden hatten, daß bei Elodea höhere CO_2 -Konzentrationen um so besser wirken, je größer die gebotene Lichtintensität ist, hat Blackman¹⁰⁾ unter der Mitarbeiter-

¹⁾ E. Griffon, Compt. rend., Tom. CXXXV p. 303 (1902).

²⁾ Beijerinck, Centralbl. f. Bakt. (II), Bd. IX p. 685 (1902). — Ferner H. Molisch, Bot. Ztg., 1904, I. Abt., p. 1. — Eine weitere Methode zum O-Nachweis gab A. C. Christomanos an: Verhandl. Gesellsch. Naturf., 1905, II. Abt., I. Teil, p. 76.

³⁾ G. Pollacci, Atti Istit. botan. Pavia, Vol. VIII, März 1902.

⁴⁾ W. B. Bottomley u. H. Jackson, Proc. Roy. Soc., 1903, Vol. LXXII p. 130.

⁵⁾ J. Friedel, Compt. rend., Tom. CXXXV p. 1063 (1902); CXV p. 169 (1905); Rev. gén. Bot., Tom. XIV p. 337 (1888).

⁶⁾ F. G. Kohl, Ber. botan. Ges., 1906, p. 227.

⁷⁾ H. T. Brown u. Escombe, Proc. Roy. Soc. B., Vol. LXX p. 397 (1902).

⁸⁾ O. Treboux, Flora, 1903, Bd. XCII p. 49.

⁹⁾ E. Pantanelli, Jahrbüch. wissensch. Bot., Bd. XXXIX p. 167 (1904).

¹⁰⁾ F. F. Blackman, Annals of Botan., Vol. XIX Aprilheft 1905. — Blackman

schaft von Miß Matthaei in einer ausgezeichneten Reihe von Untersuchungen darauf aufmerksam gemacht, daß in der Kohlensäureassimilation, wie überhaupt bei physiologischen Prozessen, sich im Zusammenwirken mehrerer Faktoren stets der Effekt äußert, daß der im Minimum gebotene Faktor den ganzen Gang des Prozesses am meisten einschränkt. Ein solcher „limiting factor“ ist bei der Kohlensäureassimilation der Pflanzen im Freilande der geringe Kohlensäuregehalt der Luft. Er bedingt es, daß auch bei noch so bedeutender Steigerung der Sonnenlichtintensität und Temperatur die Assimilationsgröße einen relativ kleinen Betrag erreicht. Im vollen Sonnenlicht verarbeitete *Prunus Laurocerasus* bei 29,7° C pro 50 qcm und 1 Stunde 0,0148 g CO₂. Läßt man die Kohlensäurekonzentration höher werden, so wird die Lichtintensität zum „limiting factor“, und man erreicht bei der vollen Sonnenlichtintensität nicht mehr als das dreifache des obigen Assimilationswertes. Diese überaus wichtigen gesetzmäßigen Beziehungen waren bisher völlig übersehen worden. 3. Einfluß der Lichtintensität. In Brunnenwasser gezüchtete *Elodea*, *Zanichellia* ergab in Pantanelli's Versuchen bis zu $\frac{1}{4}$ der vollen Sonnenlichtintensität eine sukzessive Steigerung der Assimilation. darüber hinaus wirkte offenbar der CO₂-Gehalt des Mediums als „limiting factor“ und es ließ sich die Assimilationsintensität durch stärkere Insolation nicht mehr erhöhen. Brown und Escombe¹⁾ sahen, daß die Sonnenlichtintensität bei normalem CO₂-Gehalt der Luft auf $\frac{1}{12}$ der vollen Intensität fallen muß, ehe sich die Assimilation von Landpflanzen merklich vermindert: auch hier äußert sich der limitierende Einfluß des CO₂-Gehaltes der Luft. Blackman und Matthaei reichten den Untersuchungsobjekten so viel CO₂ dar, daß diese Limitierung nicht mehr bestand. Sie fanden, daß bei Herabminderung der Lichtintensität durch perforierte Metallplatten auf 0,28 des Sonnenlichtes sich die Assimilationsgröße von *Helianthus* pro 50 qcm und 1 Stunde auf 0,0116 g CO₂ belief, während sie bei 0,62 des Sonnenlichtes 0,0224 g CO₂ betrug. 4. Der Einfluß der Temperatur war in den Versuchen von Blackman und Matthaei, wo weder Licht noch CO₂ als limitierender Faktor auftrat, besonders klar erkennbar. Wesentlich neu war hier vorerst der Befund, daß bei jeder stärkeren Belichtung die Innentemperatur der Blätter nach Ergebnis der thermoelektrischen Messung erheblich ansteigt und selbst im diffusen Tageslicht um 1 bis 2° höher ist als die Außentemperatur in der Umgebung des Blattes. Zwischen 9° C und 35° C steigt die Assimilation unter den gesetzten Bedingungen ziemlich der Van't

and G. L. C. Matthaei, *Proceed. Roy. Soc. B.*, Vol. LXXVI, April 1905. — Matthaei, *Phil. Trans. Roy. Soc. B.*, Vol. CXCVII p. 47 (1904).

¹⁾ H. T. Brown u. Escombe, *Proceed. Roy. Soc. Lond. B.*, Vol. LXXVI p. 29 (1905). Hier auch Angaben über Assimilation in Gasglühlicht.

Hoff'schen Regel entsprechend an. Solange im Freileben der Pflanze nicht die höhere Vormittagstemperatur im Tageslaufe erreicht ist, limitiert die Temperatur die Assimilationsgrenze. Licht ist im Überflusse geboten; auch die CO_2 limitiert erst bei höherer Temperatur. Von einem „Temperaturoptimum“ darf man nach den Blackman'schen Darlegungen bei der CO_2 -Assimilation also nicht mehr sprechen, ebenso wie in vielen anderen physiologischen Fällen der bisherige „Optimum“-Begriff nicht korrekt ist. Dazu kommt noch, daß von einer gewissen Temperatur an, welche Blackman als „Extinction Temperature“ bezeichnet, auch die Zeit der Ablebung, vom Erreichen dieser Temperatur an gerechnet, großen Einfluß hat. Der Temperatureffekt ist nämlich streng genommen nur im Momente des Erreichens jener Temperatur gegeben, und fällt von da an sofort ab, um so rascher, je höher dieser Temperaturpunkt ist. Im natürlichen Leben der Pflanzen limitiert in den Tropen vor allem der CO_2 -Gehalt der Luft, in den kälteren Klimaten die Temperatur. Deshalb finden wir in den Tropen weitaus mehr Schattenpflanzen, welche die volle Wärme und den vollen Lichtgenuß nicht auszunützen brauchen, und es fehlen aus demselben Grunde in den hohen Breiten die Schattenpflanzen völlig. Lubimenko¹⁾ gibt an, daß die Schattenpflanzen eine viel geringere Lichtintensität zu ihrer Assimilation als Minimum benötigen, als Sonnenpflanzen. 5. Osmotische Einflüsse. Mehrere neuere Arbeiten stellten den hemmenden Einfluß von Salzlösungen auf den assimilatorischen Gaswechsel fest. Jacobi²⁾, Treboux³⁾ sowie Pantanelli⁴⁾ erläuterten diese Tatsache an der Gasblasenausscheidung belichteter Elodeapflanzen. KNO_3 hemmt von etwa 0,1 Proz. an; plasmolytisch wirksame Konzentrationen schädigen bereits dauernd, ohne daß jedoch mit Eintritt von Plasmolyse die CO_2 -Assimilation der Zelle sofort sistiert würde.⁵⁾ Wahrscheinlich wird das Stroma der Chloroplasten hier in erster Linie geschädigt. 6. Einfluß des Lebensalters. Daß die jugendlichen Assimilationsorgane noch nicht ihre volle assimilatorische Leistungsfähigkeit besitzen, hat Griffon⁶⁾ durch neue Versuche bestätigt. Für den Rückgang der Assimilation mit Vollendung der Vegetationszeit gibt Friedel⁷⁾ an, daß Blätter von *Spinacia* Mitte Oktober nur 0,1 der Assimilationsintensität der Juniblätter haben: *Pelargonium*blätter zeigten im No-

¹⁾ W. Lubimenko, Compt. rend., Tom. CXLI p. 535 (1905); Rev. gén. Bot., Tom. XVII p. 381 (1905).

²⁾ B. Jacobi, Flora, 1899, p. 323.

³⁾ O. Treboux, Flora, 1903, p. 49.

⁴⁾ E. Pantanelli, Jahrb. wissensch. Bot., Bd. XXXIX p. 199 (1903).

⁵⁾ Hierzu auch L. Kny, Berichte bot. Ges., Bd. XV p. 396 (1897).

⁶⁾ E. Griffon, Compt. rend., 25. April 1905.

⁷⁾ J. Friedel, Compt. rend., Tom. CXXXIII p. 840 (1902).

vember bereits Kompensation der assimilatorischen Sauerstoffproduktion durch den O_2 -Konsum in der Atmung. 7. Chemische Einflüsse auf den assimilatorischen Gaswechsel wurden in den angeführten Arbeiten von Jacobi, Treboux und Pantanelli berücksichtigt. Es handelt sich meist um Hemmungswirkungen durch Jod, Metallgifte, Alkaloide. Auch Narkose hemmt den assimilatorischen Gaswechsel sehr leicht. Daß aber sehr geringe Chloroformdosen die Sauerstoffproduktion stimulieren, hat Kegel¹⁾ nachgewiesen. Möglicherweise werden exakte Untersuchungen auch für sehr verdünnte Kupfersalzlösungen eine analoge Wirkung nachweisen.

Nach Pollacci²⁾ sollen elektrische Ströme die Chlorophylltätigkeit fördern. Interessant ist die Feststellung von Brown und Escombe³⁾, daß abgeschnittene Blätter, vielleicht infolge der eintretenden Öffnungsbewegung der Schließzellen, etwa um 45 Proz. mehr Kohlensäure konsumieren, als die der Pflanze ansitzenden Vergleichsblätter.

Die von Engelmann, Ewart und Kny bis 1896 gesammelten Erfahrungen über Sauerstoffproduktion durch isolierte Chloroplasten haben wohl überzeugend bewiesen, daß der Zusammenhang der Chlorophyllkörper mit dem intakten Protoplasten keine direkte Vorbedingung zur CO_2 -Verarbeitung in den Chloroplasten ist, wenn auch natürlich die letzteren bald dem Untergang anheimfallen, sobald man die Zelle zerstört hat. An diese Experimentaluntersuchungen haben sich manche Bemühungen angesetzt, zu entscheiden, ob Stroma oder Farbstoff zur Funktion der Chloroplasten entbehrlich sei. Nachdem bereits Engelmann 1887 ähnlich lautende Angaben gemacht hatte, sind im Laufe der Zeit immer wieder Stimmen laut geworden zugunsten der Meinung, daß auch chlorophyllfreie (etiolierte) Chloroplasten im Lichte, noch bevor sie Chlorophyll ausbilden, Sauerstoff ausscheiden (Josopait⁴⁾, Tammes⁵⁾, Kohl⁶⁾). Wenn sich diese Beobachtungen bei eingehender kritischer Untersuchung als tatsächlich einwandfrei herausstellen sollten, wäre jedoch noch immer zu prüfen, ob das Stroma für sich allein die Kohlensäureverarbeitung vollzieht, oder ob, wie denn Kohl auch anzunehmen geneigt ist, dem Karotin eine Wirkung bei der Wirksamkeit etiolierter Chloroplasten zuzuschreiben ist. Nach eigenen und vielen früheren Erfahrungen ist dem Chlorophyllfarbstoffe für sich allein wohl kaum eine assimilatorische Tätigkeit eigen,

¹⁾ W. Kegel, Dissert., Göttingen 1905.

²⁾ G. Pollacci, *Bullet. Soc. Botan. Italian.*, 12. März 1905.

³⁾ H. T. Brown u. Escombe, *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*, Vol. LXXVI (1905) p. 29.

⁴⁾ A. Josopait, Dissert. v. Basel, 1900.

⁵⁾ T. Tammes, *Flora*, 1900, p. 205.

⁶⁾ F. G. Kohl, *Untersuch. üb. d. Karotin* (1902), p. 136; *Bericht. botan. Gesellschaft*, 1906, p. 222.

und es kann das Chlorophyllpigment nur im Vereine mit dem Stroma seine wichtige physiologische Rolle betätigen. Auf die meiner Meinung nach sehr wichtigen Errungenschaften der modernen Biochemie auf dem Gebiete des Chlorophylls kann hier unmöglich eingegangen werden, und ich muß diesbezüglich auf meine ausführlichen Darstellungen in der „Biochemie der Pflanzen“ (Bd. I p. 449) verweisen, wo die Literaturnachweise bis zur neuesten Zeit gegeben sind. Die eigentümlichen, wohl allgemein als pathologisch zu bezeichnenden, lokalen Störungen der Chlorophyllbildung, die man als Weißfleckigkeit der Blätter (Panachure) wohl kennt, sind in ihren Ursachen sehr wenig aufgeklärt. Die höchst merkwürdige infektiöse Panachure der Malvaceen ist den trefflichen Untersuchungen von E. Baur¹⁾ zufolge wahrscheinlich Wirkung eines toxinartigen Stoffes, und ähnliches ist vielleicht auch für die viel erörterte Mosaikkrankheit von *Nicotiana* möglich.²⁾ Bemerkenswert ist die Beobachtung von Molisch³⁾, daß bei gewissen Kohlvarietäten höhere Temperatur Panachure hervorruft.

Manche wichtige Fragen auf dem Gebiete der Chloroplastenpigmente sind noch kontrovers, so z. B. die Natur des Etiolins, mit dem sich Greilach⁴⁾ und besonders Kohl (l. c.) zuletzt beschäftigt haben. Kohl äußert die bestimmte Meinung, daß es kein „Etiolin“ gibt, sondern daß die etiolierten Chloroplasten wesentlich nur Karotin führen. Das Karotin ist jedoch keinesfalls die Muttersubstanz des im Lichte auftretenden Chlorophyllfarbstoffes. Während Monteverde⁵⁾ einen grünen, rotfluoreszierenden Farbstoff etiolierter Chloroplasten: das „Protochlorophyll“ als Material der Chlorophyllbildung im Lichte ansieht, hätte nach Kohl die Muttersubstanz des Chlorophylls keinen Pigmentcharakter. Auch bezüglich der Chemie des Karotins muß ich auf meine frühere Darstellung verweisen. Kohl vertritt die Meinung, daß dem Karotin eine wichtige Rolle im Assimilationsvorgange zukomme, und bringt die zuerst von Engelmann angegebene, von ihm selbst bestätigte Tatsache, daß im blauen Teile des Sonnenspektrums, entsprechend der Linie F, ein zweites kleineres Maximum der Assimilationswirkung des zerlegten Sonnenlichtes liegt, mit dem Spektrum des Karotinfarbstoffes in kausale Verbindung.

Große Verdienste um die Kenntnis der gelben Pigmente von Blättern, Blüten und Früchten hat sich Tschirch⁶⁾ erworben, welcher

¹⁾ E. Baur, Ber. bot. Ges., Bd. XXII p. 453 (1904); Sitzungsber. Berlin. Akad., 6. Januar 1906.

²⁾ Vgl. Hunger, Ber. bot. Ges., Bd. XXIII (1905) p. 415; Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., Bd. XV Heft 5 (1905).

³⁾ H. Molisch, Ber. bot. Ges., Bd. XIX p. 32 (1901).

⁴⁾ H. Greilach, Sitzungsber. Wien. Akad., Bd. CXIII Abt. I, März 1904, p. 121.

⁵⁾ Monteverde, Botan. Literaturblatt, 1903, p. 182.

⁶⁾ A. Tschirch, Ber. botan. Ges., 1904, p. 414; Flora, 1905, p. 383.

das Absorptionsvermögen im ultravioletten Spektralteile mit Hilfe des Quarzspektrographen als Basis seiner Unterscheidungen wählte.

Im Anschluß mögen einige Bemerkungen über die Anthokyanforschungen gegeben werden. Molisch¹⁾ hat gezeigt, daß man die Anthokyanfarbstoffe durch geeignete Mittel sehr leicht zur Kristallisation bringen kann, was sich wohl die ferneren chemischen Anthokyanarbeiten zunutze machen werden. Zur Physiologie des Anthokyans besitzen wir sehr wichtige Beiträge von Overton²⁾, aus denen klar hervorgeht, wie sehr die Anthokyanbildung durch niedere Temperatur und durch reichliche Zuckerzufuhr begünstigt wird. Daß rotblättrige Varietäten verschiedener Pflanzen größere Winterhärte zeigen, als die anthokyanfreien Formen der gleichen Art (Tischler)³⁾ dürfte sich möglicherweise durch weitere Verfolgung der Overton'schen Versuche auf das ökologische Gebiet verstehen lassen. Sehr ausführlich wurden endlich die ökologischen Verhältnisse der Anthokyanpigmente durch Buscaglioni und Pollacci⁴⁾ behandelt.

Das schwierige Problem der physiologischen Bedeutung der roten, blauen und braunen Algenpigmente hat durch die Studien von Engelmann und Gaidukov⁵⁾ eine bemerkenswerte Förderung erfahren. Es scheint wenigstens für *Oscillaria* außer Zweifel gesetzt zu sein, daß sich die Farbe dieser Algen bei Kultur in farbigem Lichte abändern läßt. Die anfangs unrein violett gefärbten Fäden der geprüften *Oscillaria*form nahmen im roten Lichte nach zwei Monaten eine grüne Färbung an, zeigten im gelben Lichte eine blaugrüne, im grünen Lichte eine rote, im blauen Lichte aber eine braungelbe Farbennuance. Sie bildeten mithin die zum einfallenden Lichte komplementären Töne aus, offenbar im Zusammenhang mit einer angestrebten möglichst vollständigen Absorption der gebotenen Strahlungsgattungen. Die Erscheinung wurde von Engelmann und Gaidukov als das „Gesetz der komplementären chromatischen Adaption“ bezeichnet. Sollte die in der modernen Optik bereits theoretisch begründete Lehre von der optischen Resonanz sich als richtig erweisen, so könnte, wie Gaidukov annimmt, die an *Oscillaria* beobachtete Erscheinung ohne weiteres auf physikalische Ursachen zurückgeführt werden. Mittlerweile hat aber auch Molisch⁶⁾ gezeigt, daß das

¹⁾ H. Molisch, Botan. Ztg., 1905, I. Abt., p. 145.

²⁾ E. Overton, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII p. 171 (1899). — Auch D. G. Katic, Dissert. Halle, 1905.

³⁾ G. Tischler, Beiheft bot. Centralbl., Bd. XVIII, I. Abt., p. 452 (1905). — B. Hryniewiecki, Botan. Centr., Bd. CI p. 248 (1906).

⁴⁾ Buscaglioni u. Pollacci, Atti Istit. Bot. Pavia, Vol. VIII (1902).

⁵⁾ N. Gaidukov, Abhandl. Akad. Berlin, 1902. — Th. Engelmann, Arch. f. Physiol., Suppl., 1902, p. 333. — Gaidukov, Ber. bot. Ges., Bd. XXI p. 484, 517 (1903); Bd. XXII p. 23 (1904); Bd. XXIV p. 1 (1906); Centr. Bakt. (II), Bd. XIV p. 206 (1905).

⁶⁾ H. Molisch, Sitzungsber. Wien. Akad., 10. Mai 1906.

„Phykocyan“ der Spaltalgen durchaus kein einheitliches chemisches Individuum darstellt, sondern daß es eine ganze Reihe von Pigmenten der Phykocyangruppe gibt, die differente Farbtöne besitzen. Diese chemischen Erfahrungen werden wohl bald Gaidukov's Feststellungen in willkommener Weise ergänzen.

Bezüglich der Chromatophorenfarbstoffe der Bacillariaceen gehen die Meinungen der einzelnen Forscher noch sehr auseinander. Die früher wohl allgemein geteilte Anschauung, daß diese Algen gewöhnliches Chlorophyll besitzen, teilt Kohl¹⁾ auch jetzt noch, während Molisch²⁾ in letzter Zeit zur Ansicht gekommen ist, daß die Diatomeen nur einen einzigen braunen Farbstoff nativ enthalten, aus welchem post mortem leicht Chlorophyll entsteht. Jedenfalls ist es für weitere Forschungen beachtenswert, daß nach Engelmann's älteren Angaben das Assimilationsmaximum der Diatomeen genau mit dem gewöhnlichen Maximum zwischen den Fraunhoferschen Linien B und C der chlorophyllgrünen Pflanzen übereinstimmt, daß aber außerdem ein stärkeres sekundäres Optimum etwas hinter Linie E vorhanden ist. Vielleicht ist das Pigment von Chromulina Rosanoffii über welches Untersuchungen von Gaidukov³⁾ vorliegen, den Diatomeenfarbstoffen nahestehend.

Auch hinsichtlich der Phaeophyceenfarbstoffe herrschen noch große Meinungsdivergenzen. Von den ursprünglich durch Millardet aus Fucus angegebenen drei Pigmenten ist das „Phykoxanthin“ auch durch neuere Untersucher (Gaidukov)⁴⁾ als wesentlich mit Karotin identisch befunden worden. Wie es sich aber nun mit dem Fucuschlorophyll und dem „Phykophaein“ verhält, ist nicht ganz geklärt. Molisch⁵⁾ hat hervorgehoben, daß alle Braunalgen beim Abtöten durch kochendes Wasser sich plötzlich und intensiv grün färben, ohne daß irgend ein Austritt brauner Pigmente in das Wasser hierbei bemerklich wäre. Dies stimmt wenig zur älteren Anschauung, daß die Braunalgen in ihren Chromatophoren eine Mischung von Chlorophyll und braunem Pigment (außer Karotin) enthalten. Die Lage des Assimilationsoptimums der Braunalgen scheint merkwürdigerweise noch nicht genau bekannt zu sein, und Engelmann führt unter seinen „gelbbraunen Zellen“ nur Diatomeen an. Was es mit der von Molisch eingehender gewürdigten Blaufärbung der Braunalgen durch verdünnte Salzsäure für eine Bewandnis hat, bleibt noch weiter zu prüfen. Ein besonderes Chromogen für diese Reaktion, welche wie Tswett⁶⁾ darlegt, schon 1873 Sorby bekannt war, anzunehmen.

¹⁾ F. G. Kohl, Untersuch. üb. Karotin (1902); Ber. botan. Ges., 1906, p. 124.

²⁾ H. Molisch, Bot. Ztg., 1905, Abt. I p. 139.

³⁾ N. Gaidukov, Ber. botan. Ges., Bd. XVIII p. 331 (1900).

⁴⁾ Gaidukov, Ber. deutsch. botan. Ges., Bd. XXI p. 505 (1903).

⁵⁾ H. Molisch, Botan. Ztg., 1905, Abt. I p. 131.

⁶⁾ Tswett, Ber. botan. Ges., 1906, p. 235.

halte ich vorläufig noch nicht für nötig: Molisch nannte das hypothetische Chromogen „Leukocyan“.

Der braune Farbstoff von *Neottia Nidus avis* zeigt nach Molisch große Analogien mit dem Phaeophyceenfarbstoff, und liefert leicht grünes gewöhnliches Chlorophyll. Möglicherweise gibt es also tatsächlich nahe Verwandte des Chlorophylls, welche andersgefärbt sind und leicht in das echte Chlorophyll überzuführen sind.

Der chemische Vorgang der Kohlensäureverarbeitung im Chlorophyllkorn ist in den letzten Jahren zwar durch eine Reihe von sehr interessanten Beobachtungen in bemerkenswerter Weise beleuchtet worden, in seinem Wesen jedoch uns auch heute gänzlich dunkel. Durch Beijerinck¹⁾, sowie durch Molisch²⁾ ist gezeigt worden, daß die Sauerstoffausscheidung im Lichte noch an den zertrümmerten Chloroplasten mittels der Leuchtbakterienmethode nachzuweisen ist; die Angabe des zuletzt genannten Forschers, daß selbst exsiccator-trockenes Blattpulver von *Lamium* die gleiche Wirkung besitzt, ist allerdings von Bernard³⁾ nicht wieder konstatiert worden. Leider ließen sich auch die Angaben von Friedel⁴⁾, wonach Glycerinauszüge aus frischen Blättern mit Pulver aus vorsichtig getrockneten Blättern zusammengebracht im Lichte Kohlensäurebindung und Sauerstoffentwicklung zeigen, in den Nachuntersuchungen von Harroy⁵⁾, Herzog⁶⁾ und Bernard nicht bestätigen, und so liegen etwaige enzymartige Wirkungen bei der Chlorophylltätigkeit noch völlig im Dunklen.

Die meisten zeitgenössischen Forscher, so auch Molisch⁷⁾ in seiner letzten Revue, legen die Hauptfunktion des Chlorophyllfarbstoffes in dessen sensibilisierende Wirkung und Fluoreszenz. Ich kann es jedoch noch nicht für gänzlich widerlegt halten, daß außer dieser unleugbar bedeutungsvollen Funktion auch direkte Bindung von Kohlensäure durch den Chloroplastenfarbstoff unter Vermittlung des plasmatischen Stroma stattfindet.⁸⁾ Daß bei der Kohlensäureverarbeitung im Chlorophyllkorn zunächst Formaldehyd und peroxydartige Stoffe gebildet werden, die leicht unter Sauerstoffabgabe zerfallen, erscheint im Lichte der neueren chemischen Forschungen eher etwas wahrscheinlicher gemacht, als es vordem der Fall war. Die Kritiker der

¹⁾ Beijerinck, Akad. Amsterdam, 25. Mai 1900.

²⁾ H. Molisch, Botan. Ztg., 1904, I. Abt., p. 1.

³⁾ Ch. Bernard, Beiheft botan. Centr., Bd. XIX, I. Abt., p. 59 (1905).

⁴⁾ J. Friedel, Compt. rend., Tom. CXXXII p. 1138 (1901). — Macchiati, *ibid.*, Tom. CXXXV p. 1128 (1902); Rev. gén. Bot., Tom. XV p. 20 (1903).

⁵⁾ Harroy, Compt. rend., Tom. CXXXIII p. 890 (1901).

⁶⁾ R. O. Herzog, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XXXV p. 459 (1902).

⁷⁾ H. Molisch, Wissensch. Ergebn. d. internat. bot. Kongr. Wien 1905. Jena 1906.

⁸⁾ Vgl. J. A. af Hällström, Ber. chem. Ges., Bd. XXXVIII p. 2288 (1905).

Formaldehydhypothese konnten sich auf zwei Argumente stützen, welche dieser Hypothese nicht günstig waren: einmal auf die hohe Giftwirkung des Formaldehyds, zum andern auf die Mängel der Methoden zum Nachweise des Formaldehyds in den lebenden assimilierenden Blättern. Doch hat Treboux¹⁾ wenigstens für Elodea gezeigt, daß noch 0,001 proz. Formaldehydlösungen nicht schädlich wirken müssen. Wenn dieser Forscher keine Stärkebildung im Lichte bei Darreichung solcher Aldehydmengen konstatieren konnte, so ist dies kein direkter Beweis dafür, daß die Theorie Baeyer's unrichtig ist. Ebenso wenig kann es als Gegengrund gelten, daß z. B. Pollacci's²⁾ Versuche den Formaldehyd in assimilierenden Blättern exakt nachzuweisen noch nicht als ganz gelungen anzusehen sind. Übrigens scheinen die Resultate von Usher und Priestley³⁾, sowie jene von Grafe⁴⁾ die Existenz sehr kleiner Formaldehydmengen in assimilierenden Blättern bereits etwas besser zu beweisen. Zur Sicherheit dieser Ergebnisse fehlt allerdings noch viel. Wenn die Kohlensäure tatsächlich einer direkten Reduktion im Chlorophyllkorn anheimfällt, so muß freilich unseren begründeten chemischen Ansichten zufolge der Weg unbedingt über Ameisensäure und Formaldehyd zu Zucker und Stärke führen.⁵⁾

Die Ausnützung der Sonnenlichtenergie durch assimilierende Blätter ist auch neuesten Angaben zufolge relativ gering. Von der zu 1 angenommenen Lichtintensität werden im natürlichen Leben der Pflanze bei höchstem Sonnenstand durch *Prunus Laurocerasus* 0,28, durch *Helianthus tuberosus* 0,68 ausgenützt (Blackman und Matthaei)⁶⁾ Das Chlorophyll absorbiert nach Timiriazeff⁷⁾ gegen 27 Proz. der Sonnenlichtenergie. Richter⁸⁾ suchte es wahrscheinlich zu machen, daß die Assimilationsenergie der absorbierten Lichtmenge, unabhängig von der Wellenlänge, proportional ist.

Die Verarbeitung verschiedener Kohlenstoffverbindungen.

Bei der experimentellen Prüfung der Verarbeitung verschiedener Kohlenstoffverbindungen durch Pflanzen haben die Bakterien und Pilze mit ihren vielgestaltigen Ernährungsverhältnissen seit jeher

¹⁾ O. Treboux, Flora, 1903, p. 73.

²⁾ G. Pollacci, Atti Istit. botan. Pavia, Vol. VII p. 45 (1899).

³⁾ Fr. L. Usher u. J. H. Priestley, Roc. Roy. Soc., 1906, B. LXXVII p. 369.

⁴⁾ V. Grafe, Österr. botan. Zeitschr., 1906.

⁵⁾ Vgl. W. Löb, Zeitschr. Elektrochem., Bd. XI p. 745 (1905); Bd. XII p. 282 (1906); Landw. Jahrb., Bd. XXXV p. 541 (1906). Auch meine Biochemie, Bd. 1 p. 505.

⁶⁾ F. F. Blackman u. Matthaei, Proc. Roy. Soc. 1905. — Dieselben Ergebnisse bei H. T. Brown und Escombe, ibid., p. 69.

⁷⁾ Timiriazeff, Proceed. Roy. Soc., 1903, p. 421.

⁸⁾ A. Richter, Rev. gén. Bot., Tom. XIV p. 151 (1902).

eine bedeutsame Rolle gespielt. Hier lernte man kennen, welchen großen Einfluß oft die sterische Konfiguration dargereicherter isomerer Stoffe auf den Grad der Verarbeitung ausübt, und wie fein die Unterschiede optischer Antipoden in der ernährenden Wirkung hervortreten, so daß man sich zur Isolierung gesuchter optisch differenter Modifikationen direkt der „biologischen Methode“, d. h. der elektiven Aufnahme der razemischen Substanz durch Pilze oder Bakterien bedienen konnte.¹⁾ Hier lernte man aber auch einsehen, daß die Zuckerarten zwar weit verbreitet das beste Nährmaterial abgeben, jedoch nicht immer am besten wirken. So sind wiederholt gemachten Erfahrungen zufolge für die denitrifizierenden Bakterien organische Säuren, wie Zitronensäure, weit geeigneter als Zuckerarten und auch *Bacillus coli* und *typhi* sollen Weinsäure besser verarbeiten als Zucker.²⁾ Unter den saccharophoben Bakterien befinden sich nach den unter meiner Leitung angestellten Versuchen von E. Kohn³⁾ nicht wenige Formen, welche Harnstoff oder Kaliumazetat in höheren Konzentrationen vertragen als Traubenzucker. Übrigens sind verwandte Ernährungsverhältnisse durch Treboux⁴⁾ auch für niedrige Chlorophyceen konstatiert worden. Überraschend zahlreiche Mikrobenformen sind imstande die einfachsten Verbindungen der Kohlenstoffchemie auszunützen, und es stehen heute die nitrifizierenden Organismen mit ihrer chemosynthetischen Kohlensäureassimilation nicht mehr isoliert. Karbonate werden nach den Untersuchungen von Nathansohn⁵⁾ und Beijerinck⁶⁾ auch von marinen Thiobakterienformen als alleinige Kohlenstoffquelle verarbeitet. Abgesehen von der weitverbreiteten Befähigung zur Verarbeitung von Ameisensäure, Methylalkohol ist die von Kaserer⁷⁾ und Söhngen⁸⁾ entdeckte Methanverarbeitung durch Erdmikroben ein beachtenswerter Fall bakterieller Ernährung. Ein anderes von Kaserer⁹⁾ studiertes Bakterium (*Bacillus pantotrophus*) soll unter gleichzeitiger Oxydation von Wasserstoff Kohlensäure zu Formaldehyd reduzieren und letzteres weiterverarbeiten. Denselben Autor zufolge reduziert der von Beijerinck und van

¹⁾ Zusammenfassende Darstellungen dieses Gegenstandes bei Chr. Winther, Ber. chem. Ges., Bd. XXVIII p. 3000 (1895). — S. Fränkel, Ergebn. d. Physiol., 3. Jahrg., Bd. 1 p. 290 (1904).

²⁾ F. Ducháček, Biochem. Centr., Bd. IV p. 1223 (1905).

³⁾ E. Kohn, Centr. f. Bakt. (II. Abt.), Bd. XV p. 722 (1905).

⁴⁾ O. Treboux, Ber. botan. Ges., 1905, p. 432.

⁵⁾ A. Nathansohn, Mitteil. zoolog. Stat. Neapel, Bd. XV p. 655 (1903).

⁶⁾ Beijerinck, Centr. Bakt. (II), Bd. XI p. 593 (1904).

⁷⁾ H. Kaserer, Zeitschr. landw. Versuchswes. Österr., Bd. VIII p. 789 (1905).

⁸⁾ N. L. Söhngen, Centr. Bakt. (II), Bd. XV Nr. 17/18 (1905).

⁹⁾ H. Kaserer, Centr. f. Bakt. (II), Bd. XVI p. 681 (1906). Übrigens sollen auch Tiere sicher CO zu zerstören imstande sein; vgl. Worgitzki, Biochem. Centr., Bd. 5, Ref. Nr. 1408 (1906).

Delden studierte *Bacillus oligocarbophilus* Kohlensäure zu Kohlenoxyd und konstruiert aus dem letzteren seine kohlenstoffhaltigen Körpersubstanzen. Die Paraffinkohlenwasserstoffe, die man früher kaum als geeignetes Nährmaterial für irgend einen Organismus angesehen hatte, sind den Angaben von Rahn¹⁾ zufolge für ein *Penicillium* zugängliche Kohlenstoffquellen. Wir können also kaum umhin, die hohe Eignung des Zuckers für die saprophytischen Pilze und die höheren Pflanzen nur als eine Spezialanpassung an die gebotenen Lebensverhältnisse aufzufassen.

Die Assimilation des Stickstoffes.

Da ich den Gegenstand des vorigen und dieses Abschnittes in meiner Biochemie sehr eingehend behandelt habe, so kann ich mich auch hier größter Kürze befleißigen und will nur wenige leitende Momente und besonders wichtige neue Erfahrungen hier berühren. Stickstoffgewinnung deckt sich mit dem Begriffe der Eiweißbildung bei den Pflanzen ungleich mehr als Kohlenstoffassimilation mit Zuckersynthese zusammenfällt. Teilweise findet dieses Verhältnis darin seinen Grund, daß die höheren Pflanzen die aufgenommene Stickstoffnahrung und die daraus formierten Stickstoffverbindungen so gut wie ausschließlich als Baustoffe verwenden, wogegen ein sehr erheblicher Teil der stickstofffreien Kohlenstoffverbindungen behufs Gewinnung von Betriebsenergie bis zu CO_2 und Wasser oxydativ abgebaut wird. Anders verhält es sich bekanntlich im tierischen Stoffwechsel, wo die bedeutende Harnstoffausscheidung am besten die große Bedeutung des oxydativen Abbaues von Stickstoffverbindungen beweist. Wie bekannt werden aber durch einzelne Bakterienformen massenhaft Stickstoffverbindungen zur Energiegewinnung verarbeitet: auf oxydativem Wege Ammoniaksalze unter Salpeterbildung durch die Nitrifikationsmikroben, durch Spaltung Nitrate unter Stickstoffentwicklung durch die denitrifizierenden Bakterien, durch Hydrolyse Harnstoff unter Bildung von Ammoniumkarbonat durch die biologische Gruppe der Harnstoffvergärer. Damit sind die einschlägigen Vorkommnisse noch nicht erschöpft, wie die von Ehrlich²⁾ studierte Bildung von Amylalkohol aus Leucin durch Mikroben beweist. Die Eiweißfäulnis umfaßt wahrscheinlich viele Vorgänge, welche in den Bereich der Energiegewinnung auf Kosten stickstoffhaltigen Materials fallen. Wenn wir ziemlich oft Mikroben begegnen, für welche organische Stickstoffverbindungen nicht die beste Stickstoffversorgung darstellen, so nimmt

¹⁾ O. Rahn, Centr. Bakt. (II), Bd. XVI p. 382 (1906). Vgl. übrigens zu diesem Thema meine „Biochemie“, Bd. 1 p. 298 (1905).

²⁾ F. Ehrlich, Zeitschr. Verein f. Zuckerindustr., 1905, p. 539.

uns dies kaum wunder angesichts der Tatsache, daß auch alle höheren Pflanzen Ammoniaksalze und Nitrate als völlig ausreichende Stickstoffnahrung aufnehmen. Die Assimilation freien Stickstoffgases durch eine Reihe von Bakterien ist ziemlich der einzige den Mikroben eigentümlichen Stickstoffassimilationsvorgang, der den höheren Pflanzen fehlt, und hat eben deshalb sehr hohe Beachtung gefunden. In der landwirtschaftlichen Praxis dürfte jedoch bald die menschliche Industrie den Sieg über die Mitwirkung der Bodenmikroben bei der Gewinnung des Luftstickstoffes davontreiben, da sich das elektrosynthetisch gewonnene Calciumcyanamid CaCN_2 (Kalkstickstoff) bereits als geeignete Pflanzennahrung erwiesen hat.¹⁾ Trotzdem bleibt die weitere Verfolgung der mikrobiischen Stickstofffixierung eine theoretisch und praktisch sehr wichtige Aufgabe. Dem 1894 durch Winogradsky entdeckten anaeroben *Clostridium Pasteurianum* reißen sich heute schon viele aerobe und anaerobe Erdbakterien an als wirksame Stickstofffixierer. Von den aeroben Formen ist besonders der von Beijerinck²⁾ entdeckte *Azotobacter chroococcum* in den letzten Jahren genauer bekannt geworden: eine leicht kenntliche Mikrobenform, welche nach den Arbeiten von Gerlach und Vogel³⁾, Freudenreich⁴⁾, Winogradsky⁵⁾, Benecke und Keutner⁶⁾, Keding⁷⁾ u. a. in verschiedenen Bodenarten des Festlandes, sowie im Schlick des Meeresgrundes und im marinen Plankton weit verbreitet vorkommt. Die anaeroben N-fixierenden Clostridien wurden erst durch Haselhoff und Bredemann⁸⁾ sowie durch H. Pringsheim⁹⁾ in letzter Zeit wieder studiert. Der Chemismus dieser Stickstoffbindung konnte bisher leider nicht näher präzisiert werden, ebensowenig als wir wissen, welche chemischen Vorgänge sich innerhalb der Wurzelknöllchen bei der Mitwirkung der symbiontischen Leguminosenbakterien abspielen. Daß bei den Leguminosen wirklich

¹⁾ Literatur: F. Löhnis, Centr. Bakt. (II), Bd. XIV p. 87 (1905). — A. Neuburger, Zeitschr. angew. Chem., Bd. XVIII p. 1761 (1905). — E. Wein, Verhandl. Gesellsch. Naturf., 1904, Abt. II, 1. Teil, p. 162. — Bartsch, ebenda, p. 166. — K. Aso, Chem. Centr., 1906, Bd. II p. 549. — A. Frank, Kongr. f. angewandte Chem. Rom 1906; Zeitschr. angew. Chem., 1903, Bd. XVI p. 536.

²⁾ Beijerinck, Centr. Bakt. (II), Bd. VII p. 561 (1901); Arch. Néerland., Tom. VIII p. 190, 319 (1903).

³⁾ Gerlach u. Vogel, Centr. Bakt. (II), Bd. VIII p. 669 (1902); Bd. IX p. 817 (1902).

⁴⁾ E. v. Freudenreich, ebenda, Bd. X p. 514 (1903).

⁵⁾ Winogradsky, ebenda, Bd. IX p. 43 (1902).

⁶⁾ W. Benecke u. J. Keutner, Ber. bot. Ges., Bd. XXI p. 333 (1903). — J. Reinke, ebenda, p. 371 u. Bd. XXII p. 95 (1904). — Keutner, Wissensch. Meeresunters. Kiel, Bd. VIII (1904).

⁷⁾ M. Keding, Wiss. Meeresunters. Kiel, Bd. IX (1906).

⁸⁾ E. Haselhoff u. G. Bredemann, Landw. Jahrb., Bd. XXXV p. 381 (1906).

⁹⁾ H. Pringsheim, Centr. Bakt. (II), Bd. XVI Nr. 25 (1906).

nur die Wurzelknöllchen bei der Stickstoffbindung beteiligt sind, darf man aus Versuchen von Nobbe und Hiltner¹⁾ folgern, welche zeigen, daß Eintauchen der Wurzelsysteme unter Wasser bei kräftig N-fixierenden Pflanzen die N-Assimilation sistiert, indem mit dem Eintauchen in Wasser die Knöllchenausbildung stark beeinträchtigt wird. Stutzer²⁾, sowie Hiltner³⁾ haben es aufgeklärt, warum die Mikroben innerhalb der Knöllchenparenchymzellen die bekannten kurzen Auszweigungen aufweisen, indem auch in Reinkulturen Zuzügen von Kaliumdihydrophosphat den gleichen formativen Effekt erzeugt. Die bisher untersuchten Reinkulturen des *Bacillus radicola* hatten jedoch durchaus nicht die intensive Wirksamkeit in bezug auf N-Bindung wie sie knöllchentragende Leguminosen besitzen. Sehr wichtig ist die Tatsache, daß mit zunehmendem Stickstoffgehalt des Bodens die Knöllchenbildung, und auch die Wirkung der „Nitragin“-Impfung des Bodens zurückgeht, wie zuletzt Nobbe und Richter⁴⁾ durch Zahlenbelege erhärtet haben. Marchal⁵⁾ vermochte ebenso in Wasserkulturen die Knöllchenbildung durch Nitratdarreichung zu hemmen. Auf das komplizierte und viel erörterte Problem des natürlichen Infektionsvorganges mit *Bacill. radicola* im Boden kann hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf die Frage der Spezies-, respektive Rassendifferenzen der Leguminosenknöllchen-Mikroben. In den Wurzelknöllchen von *Datisca cannabina* finden sich nach Montemartini⁶⁾ sicher vom *Bacillus radicola* verschiedene Spaltpilze. Hingegen soll der Leguminosenbazillus nach Beijerinck's älteren Angaben (1888) auch bei Rhinantaceen vorkommen. Noch größer ist die Unsicherheit bezüglich der Symbionten in den Knöllchen der Erlen- und Elaeagnuswurzeln, wo es sich vielleicht um Streptothrix-artige Mikroben handelt.⁷⁾ Übrigens nützen die Alnusarten nach Hiltner⁸⁾ gewiß den freien Luftstickstoff aus, und ebenso sollen Elaeagnus und Hippophae nach Nobbe (1892), sowie Podocarpus nach Nobbe und Hiltner⁹⁾ zu den Stickstoffsammlern gehören.

¹⁾ Nobbe u. Hiltner, Landw. Versuchsstat., Bd. LII p. 455 (1899). — J. Golding, Centr. Bakt. (II), Bd. XI p. 1 (1903).

²⁾ A. Stutzer, Mitteil. Landwirtsch. Institut. Breslau, Heft 3 (1900); Centr. Bakt. (II), Bd. VII p. 897 (1901).

³⁾ Hiltner, Centr. Bakt. (II), Bd. VI p. 273 (1900).

⁴⁾ Nobbe u. L. Richter, Landw. Versuchsstat., Bd. LIX p. 167 (1904).

⁵⁾ E. Marchal, Compt. rend., Tom. CXXXIII p. 1032 (1901).

⁶⁾ L. Montemartini, Atti Accad. dei Lincei Roma (5), Vol. XV, I, p. 144 (1906).

⁷⁾ Vgl. Shibata, Jahrb. wiss. Bot., Bd. XXXVII p. 643 (1902). — Hiltner, Forstl. naturwiss. Zeitschr., 1898, p. 415. — Björkenheim, Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, Bd. XIV p. 128 (1904).

⁸⁾ Hiltner, Landw. Versuchsstat., Bd. XLVI p. 531 (1897); Naturwiss. Zeitschrift Land- u. Forstwirtschaft, Bd. I p. 9 (1903).

⁹⁾ Nobbe u. Hiltner, Landw. Versuchsst., Bd. XLI p. 241 (1898).

Schließlich sei bezüglich der Stickstoffassimilation noch auf die zusammenfassenden Darstellungen von Lutz¹⁾, Heinze²⁾ und Vogel³⁾ verwiesen.

Ob die bisher vielfach übliche Unterscheidung von „Nitrat“-(oder Ammoniak-)Organismen, Amidorganismen und Peptonorganismen hinsichtlich der besten Stickstoffversorgung tatsächlich berechtigt ist, wage ich nicht sicher zu behaupten. Mindestens sehr viele der sog. Peptonorganismen werden sich wohl noch als gut Ammoniaksalze oder Aminosäuren verarbeitende Organismen herausstellen. Ist es ja doch erst vor relativ kurzer Zeit gelungen, zahlreiche saprophytische und parasitische Bakterienformen auf völlig eiweißfreiem Substrate zu züchten.

Wohl hat es aber den Anschein, als ob viele saprophytische Pflanzen, vor allem Bakterien und Pilze, besonders Aminosäuren als Stickstoffnahrung bevorzugen, und nach eigenen Erfahrungen wirken auf *Aspergillus niger* Kalisalpeter oder Ammoniumphosphat nicht ganz so gut nährend wie die der Eiweißhydrolyse entstammenden Aminosäuren.⁴⁾ Emmerling⁵⁾ verdanken wir den weiteren Nachweis, daß die nur synthetisch zugänglichen β - und γ -Aminosäuren nicht zur Ernährung des *Aspergillus* tauglich sind. So erscheint dieser Schimmelpilz sehr ausgeprägt der Ernährung mit Eiweißspaltungsprodukten angepaßt, und voraussichtlich werden sich viele Saprophyten analog verhalten, wenn auch alle diese Organismen allgemein zur Verarbeitung von Nitraten und NH_4 -Salzen befähigt sind. Ebenso günstig wie die einfachen Aminosäuren wirken aber auch eine große Anzahl von gekuppelten Aminosäuren: Di- und Tripeptiden, bei *Aspergillus*, welche offenbar leicht aufgespalten werden (Abderhalden und Terunuchi.⁶⁾ Ich sehe in allen diesen Tatsachen wichtige Fingerzeige für die Aufsuchung des biologischen Weges bei der Eiweißsynthese in der Pflanzenzelle. Wahrscheinlich spielt bei der hohen Eignung der α -Aminosäuren zur Eiweißbildung die Gruppierung — CHNH_2 — COOH eine wichtige Rolle, was auch durch unsere Vorstellung über die Verkettung der Aminosäuren im Eiweißmolekül bekräftigt wird, wo es gerade auf die Konstellation — $\text{NH} - \text{CH} - \text{C}'\text{O} - \text{NH} - \text{CH} - \text{CO}$ anzukommen scheint. Übrigens kommt auch der Konfiguration bei den razemischen Aminosäuren nach

¹⁾ L. Lutz, Les microorganismes fixateurs d'azote. Paris 1904.

²⁾ B. Heinze, Annal. mycol., Bd. IV p. 41 (1906).

³⁾ J. Vogel, Centr. Bakt. (II), Bd. XV Heft 2ff. (1905).

⁴⁾ Czapek, Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol., Bd. I p. 538; Bd. II p. 557; Bd. 3 p. 47 (1902).

⁵⁾ O. Emmerling, Ber. chem. Ges., Bd. XXXV p. 2289 (1902).

⁶⁾ E. Abderhalden u. Y. Terunuchi, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XLVII p. 394 (1906).

Fischer's¹⁾ und Ehrlich's²⁾ Feststellungen öfters eine Bedeutung in ihrem Nährwerte zu.

Die autotrophen Phanerogamen scheinen sich von den Pilzen hinsichtlich ihrer Stickstoffversorgung hauptsächlich dadurch zu unterscheiden, daß sie mit Nitrat oder Ammoniaksalz mindestens ebensogut wie mit Aminosäuren ernährt werden können. Man hat bei ihnen in neuerer Zeit unter dem Eindrucke der großen Bedeutung des Nitrifikationsprozesses im Boden meist die Wirksamkeit der Nitrate gegenüber den Ammoniaksalzen überschätzt. Gerlach und Vogel³⁾ haben unter genauer Beachtung und Fernhaltung von Nitrifikation gezeigt, daß Mais Ammonsalze gut verarbeitet. Nach Krüger⁴⁾ wirkt auf Kartoffel Ammonsalz mindestens ebensogut wie Nitrat, während die Zuckerrübe nitratliebend ist.

Vom chemischen Standpunkte erscheint auch heute noch die von Kellner und Emmerling zuerst vertretene Ansicht von dem Gange der vitalen Eiweißsynthese am plausibelsten: als erstes Stadium erfolgt die Bildung von Aminosäuren, als zweites Stadium die Synthese von Proteinstoffen aus Aminosäuren. Wenn auch angenommen werden kann, daß die Aminosäuresynthese aus Oxyfettsäuren und Ammoniak aus manchen Gründen einen verbreiteten biochemischen Vorgang darstellen mag, so fehlen noch direkte Beweise solcher vitaler Synthesen, und es werden in vielen Fällen gewiß auch noch andere Prozesse eine wichtige Rolle bei dem vitalen Aufbau von Aminosäuren spielen. Die Erfahrungen von Treub⁵⁾ z. B. lassen es nicht unwahrscheinlich erscheinen, daß in manchen Fällen cyanhydrin- oder nitrilartige Stoffe in der Eiweißsynthese eine große Rolle spielen.

Daß die Laubblätter der chlorophyllgrünen Phanerogamen in der vitalen Eiweißsynthese eine wichtige Rolle als Hauptstätte dieses Prozesses spielen, scheint ebensowenig zweifelhaft zu sein, als daß die Befähigung zum Eiweißaufbau in geringerem Grade auch den anderen Organen der höheren Pflanzen zukommt. In den Blättern aber liegen die Bedingungen für reichliche Zufuhr von Stickstoffmaterial im Wege des Transpirationsstromes und für reichliche Gegenwart geeigneten kohlenstoffhaltigen Bildungsmaterials besonders günstig. Zaleski⁶⁾, Suzuki⁷⁾, Mazé⁸⁾,

¹⁾ E. Fischer, Ber. chem. Ges., Bd. XXXII p. 2451 (1899).

²⁾ F. Ehrlich, Zeitschr. f. Biochemie, Bd. I p. 8 (1906).

³⁾ Gerlach u. Vogel, Centr. f. Bakt. (II), Bd. XIV p. 124 (1905).

⁴⁾ W. Krüger, Landw. Jahrb., Bd. XXXIV p. 761 (1905). — K. Aso, Chem. Centr., 1906, II, p. 550.

⁵⁾ M. Treub, Ann. jard. Bot. Buitenzorg, Bd. XIX p. 86 (1904).

⁶⁾ W. Zaleski, Ber. bot. Ges., Bd. XV p. 536 (1897); Bot. Centr., Bd. LXXXVII p. 281 (1901).

⁷⁾ Suzuki Bull. Coll. Agricult. Tokyo, Vol. II p. 409; Vol. III p. 241 (1898). — O. Loew, Bot. Centr., Bd. LXXV p. 289 (1898).

⁸⁾ Mazé, Compt. rend., Tom. CXXVIII p. 185; Tom. CXXVII p. 1031 (1899).

Maliniak¹⁾ und ander Forscher haben die Eiweißbildung in abgeschnittenen Blättern bei Darreichung von Nitrat und Zucker ausreichend klar erwiesen. Es scheint aber nach den Mitteilungen von Godlewski²⁾ und Laurent, Marchal und Carpiaux³⁾ zu urteilen, auch das Licht einen Anteil bei der vitalen Eiweißsynthese, und zwar unabhängig von der Zuckermaterialbildung zu besitzen; es sollen die chemisch wirksamen stark brechbaren Strahlen hierbei eine Rolle spielen.

Unbedingt müssen aufgenommene Nitrate irgendwo im Prozesse der vitalen Eiweißsynthese eine Reduktion zur Gruppe NH_2 erfahren. Über diesen Vorgang ist eine bestimmte theoretische Vorstellung derzeit noch nicht möglich.

Eine zusammenfassende Studie über die Eiweißbildung in der Pflanze hat jüngst Montemartini⁴⁾ veröffentlicht.

Die Aschenbestandteile der Pflanzen.

Die neueren physiologischen Arbeiten haben manchen neuen Einblick in die biologische Rolle der sog. Aschenstoffe der Pflanzen gewährt und auch frühere fehlerhafte Ansichten berichtigt. Doch dürfte ein sehr wesentlicher Fortschritt auf diesem Gebiete noch von den auf botanischem Gebiete fast gänzlich fehlenden physikochemischen Untersuchungen über die Verhältnisse der anorganischen Stoffe im Pflanzenkörper zu erwarten sein, da ja gerade bei den anorganischen Substanzen die physikalischen Messungsmethoden die weitgehendste Anwendung finden können. Die Biochemie der Aschenstoffe leidet übrigens noch sehr unter der Unzulänglichkeit der Methodik, und wenn man das ungeheure Material von Aschenanalysen usw., das im 19. Jahrhundert mühsam erworben wurde, durchblickt, so erscheint es höchst bedauerlich, daß das meiste unseren jetzigen chemischen Ansprüchen nicht genügt, indem viele der älteren Bestimmungsmethoden, vor allem jene für Schwefel, Chlor, Kali sehr ungenau sind. Vor allem müssen künftige Untersuchungen sich vor der schematischen Anwendung der analytischen Methoden auf alle möglichen Objekte hüten.

In Pfeffer's Handbuch konnten bereits die wichtigsten Fortschritte unserer Kenntnisse bezüglich der Versorgung der Pilze mit Kali, Magnesia und Kalk (Benecke, Molisch [1894]) berücksichtigt

¹⁾ M. Maliniak, Rev. gén. Bot., Tom. XII p. 337 (1900).

²⁾ E. Godlewski, Bull. Acad. Cracovie, 1903.

³⁾ Laurent, Marchal et Carpiaux, Bull. Acad. Bruxelles, Tom. XXXII (1896). — Laurent et Marchal, Recherch. sur la synthèse des subst. album., Bruxelles 1903.

⁴⁾ L. Montemartini, Atti Istitut. botan. Pavia, Ser. II Vol. X (1906).

werden. Von Interesse ist es, daß nach Herbst¹⁾ auch für die Entwicklung und Ernährung niederer Tiere ganz ähnliche Beziehungen zur Aschenstoffversorgung herrschen. Auch hier können Kali- und Magnesiumsalze nicht vermißt werden, während ohne Kalksalzdarreichung Wachstum möglich ist. Für Kali und Magnesia dürften fast allgemein bei niederen und höheren Pflanzen analoge Verhältnisse herrschen, nicht aber bezüglich des Kalkes. So scheint z. B. bei den Sproßpilzen verschiedenen Angaben zufolge (Cit.: Biochemie Bd. II p. 724) Kalkmangel nicht gleichgültig zu sein. Nach O. Richter²⁾ benötigt die Diatomee *Nitzschia Palea* unbedingt Kalksalze: nach Molisch³⁾ kann man niedere Chlorophyceen, wie *Stichococcus bacillaris*, *Microthamnion Kützingerianum*, *Protococcus*, *Ulothrix subtilis* ohne Kalkzufuhr kultivieren, nicht aber *Vaucheria* oder *Spirogyra*. Nach Benecke⁴⁾ gehört auch *Chlamydomonas longistigma* zu den ohne Ca-Salze kultivierbaren Organismen. Für die Blütenpflanzen dürfte die Unentbehrlichkeit von Kalksalzen wohl eine sicherstehende Tatsache sein.

Die Studien über Kalkversorgung sind in jüngster Zeit der Ausgangspunkt interessanter Betrachtungen und Diskussionen geworden, welche wohl noch fruchtbare Ergebnisse zeitigen werden. Auf der Suche nach der „Funktion der einzelnen Aschenstoffe“ hatte man den Kalksalzen verschiedene Rollen zugeordnet. So sollte die Notwendigkeit von Ca-Salzen für die höheren Pflanzen und die Entbehrlichkeit derselben für die Pilze auf eine enge Beziehung der Ca-Salze zur Chlorophylltätigkeit hindeuten. Die erwähnten Erfahrungen von Molisch und Benecke über die Möglichkeit, niedere Chlorophyceen kalkfrei zu züchten, sprechen jedoch nicht zugunsten solcher Theorien. Auch die dem Zellkern nach O. Loew⁵⁾ unerläßlichen Kalkproteinverbindungen müssen den Pilzen und niederen Algen jedenfalls ohne Schaden in kalkfreier Kultur fehlen, ohne daß man sagen könnte, warum gerade die pilzlichen Zellkerne eine derartige Ausnahme bilden. Nachdem Raumer schon 1883 darauf aufmerksam gemacht hatte, daß Phanerogamen in Knopscher Nährlösung ohne Kalk früher sterben, wenn in dieser Lösung Mg-Salz vorhanden ist, als wenn auch dieses Salz fehlt, hat O. Loew⁶⁾ in einer Reihe sehr verdienstvoller

¹⁾ C. Herbst, Arch. f. Entwicklungsmechan., Bd. V p. 649 (1897); Bd. XVII 17 p. 306 (1903). Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendig. anorgan. Stoffe, Leipzig 1901.

²⁾ O. Richter, Sitzungsber. Wien. Akad., 1906, Bd. CXV I p. 51.

³⁾ H. Molisch, Sitzungsber. Wien. Akad., 1895, Bd. CIV I p. 783.

⁴⁾ W. Benecke, Botan. Ztg., 1898, I. Abteil., p. 93.

⁵⁾ O. Loew, Flora, 1892, p. 381; Botan. Centr., Bd. L p. 72 (1892); Landw. Jahrb. 1902, 1903, 1905.

⁶⁾ O. Loew, Flora, 1892. I. c. — Loew u. Honda, Bull. Agr. Coll. Tokyo, Bd. II (1896). — Loew, The Relation of Lime and Magnesia, Washington 1901;

Studien diese merkwürdige Wechselwirkung zwischen Kalk und Magnesia näher untersucht. Die giftige Wirkung der Magnesiumsalze in kalkfreier Lösung ist übrigens nicht für das Magnesium spezifisch. So gibt Benecke¹⁾ an, daß auch andere Salze und Salzgemische ($\text{KNO}_3 + \text{KH}_2\text{PO}_4$) bei Wasserkulturpflanzen in kalkfreier Lösung Erkrankungen hervorrufen, welche durch Zufügen von Ca-Salz geheilt werden können. Loew selbst hat uns ferner mit der Tatsache bekannt gemacht, daß Oxalsäure in kalkfreier Lösung analoge Giftwirkungen besitzt. Nach Loew ist nun auch für die Aschenversorgung im natürlichen Boden die Relation zwischen Kalkgehalt und Magnesiagehalt des Substrates physiologisch sehr wichtig; der Quotient $\frac{\text{CaO}}{\text{MgO}}$ wurde von ihm als „Kalkfaktor“ bezeichnet. Loew hat mit seinen Schülern²⁾ in zahlreichen Untersuchungen für eine Reihe von Kulturpflanzen das optimale Verhältnis zwischen Ca- und Mg-Zufuhr ermittelt und schreibt der Kalkzufuhr auf Mg-reichem und kalkarmen Boden große praktische Bedeutung zu.

Es sind jedoch diese Anschauungen nicht ganz ohne Widerspruch seitens der Agrikulturchemiker geblieben³⁾, so daß es noch dahingestellt sein möge, ob die Kalkzufuhr in ihrer günstigen Wirkung einfach eine Paralisierung der Giftwirkung von Magnesiasalzen bedeutet. Keinesfalls ist es zu übersehen, daß das Ca-Ion auch in anderen Fällen entgiftende Wirkungen besitzt. Die Eier des Teleostiers *Fundulus* sterben, wie Loeb⁴⁾ fand, in reiner mit Seewasser isotonischer Chlornatriumlösung rasch ab; man kann aber diese schädliche Wirkung der NaCl-Lösung durch sehr geringe Zusätze an mehrwertigen Kationen aufheben. So genügt 1 Äquivalent Ca-Ionen, um 1000 Äquivalente Na-Ionen zu entgiften. Flohkrebse aus der Gattung *Gammarus* sterben gleichfalls in reiner mit Seewasser isosmotischer NaCl-Lösung. Sie gedeihen aber auf das beste, wenn diese Lösung

Bull. Tokyo, Bd. IV p. 381 (1902); Landw. Jahrb., Bd. XXXIV p. 131 (1905); Bd. XXXV p. 527 (1906).

¹⁾ W. Benecke, Bot. Ztg., 1898, Abt. I p. 93; 1903, p. 79; 1904, Abt. II p. 115.

²⁾ Furuta, Daikuhara, Nakamura, Maki und Tanaka im Bull. Agric. Coll. Tokyo, Vol. V, VI, VII, VIII (1903—1906).

³⁾ Vgl. Ulbricht, Landw. Versuchsstat., Bd. LII p. 383 (1899); Bd. LVII p. 103 (1902). — P. Bruch, Landw. Jahrb. 1901; Ergänzungsbd. III p. 127. — Dojarenko, Bot. Centr., Bd. VC p. 470 (1904). — Fr. Gössel, Verhandl. Ges. Naturf., 1903, II. Teil, Abt. 1 p. 101.

⁴⁾ J. Loeb, Pflüg. Arch., Bd. XCI p. 248 (1902); Bd. XCVII p. 394 (1903); Bd. CI p. 340; Bd. CIII p. 503 (1904); Bd. CVII p. 252 (1905). — Auch C. Herbst, Arch. Entwicklungsmech., Bd. XVII p. 306 (1904). — Nach den letzten Arbeiten von Loeb (Zeitschr. f. Biochemie, Bd. II p. 81 [1906]) scheint die Giftwirkung reiner Kochsalzlösungen auf Verdrängung anderer Metalle durch Massenwirkung seitens des Na zu beruhen.

mit KCl und $CaCl_2$ den Verhältnissen des Seewassers entsprechend versetzt wurde. Dies läßt darauf schließen, daß sich im günstig wirkenden Lösungsgemische die physiologischen Wirkungen der Ionen gleichsam äquilibrieren müssen, und daß jede erfolgreiche Versorgung mit Aschenstoffen einen komplizierten biologischen Gleichgewichtszustand bedeutet. Überträgt man solche Vorstellungen auf die Resorption der Aschenstoffe durch die Pflanzen aus deren natürlichen Substrat, so ist es ohne weiteres einleuchtend, daß ein Heer von physiologischen Wechselwirkungen vorhanden sein muß und das Weglassen eines Aschenstoffes nicht etwa einfach Ausfallerscheinungen nach sich zieht, sondern die Herstellung eines neuen Äquilibriums zum Schaden oder Nutzen der Pflanze zur Folge hat. Eine nähere Würdigung solcher Gesichtspunkte wird auch zeigen, wie wenig es berechtigt ist, von bestimmten Funktionen einzelner Aschenstoffe zu sprechen. Man darf vielmehr a priori erwarten, daß manche Ionen unter bestimmten Bedingungen entbehrlich sind, unter anderen Bedingungen jedoch unbedingt benötigt werden. Übrigens ist auch nicht zu vergessen, daß nicht alle Aschenstoffe in beliebiger Form für jeden pflanzlichen Organismus eine geeignete Nahrung bilden müssen. Es ist gar nicht ausgeschlossen, daß für Bakterien und Pilze z. B. in manchen Fällen eine bestimmte organische Bindung bei gewissen Aschenstoffen bevorzugt, ja nicht entbehrt werden kann, so wie es bei der tierischen Ernährung der Fall ist. Wie Untersuchungen in meinem Laboratorium ergeben haben, stößt man bei Bakterien auf so große Genügsamkeit hinsichtlich der Versorgung mit den wichtigsten Aschenstoffmaterialien, so daß es z. B. nicht gelingt, ohne Beobachtung der äußersten Reinheit der verwendeten Nährstoffe und ohne Vermeidung von Glasgefäßen die untere Grenze der nötigen Phosphorsäureanreicherung sicherzustellen.

Jedenfalls wird man schon viel bessere Einblicke in den Aschenstoffhaushalt der Pflanzen erhalten, wenn man einmal das bisher allgemein angewendete Schema, nur den Veraschrungsrückstand zu analysieren, aufgegeben haben wird, und die Aschenstoffe nach ihrer Löslichkeit resp. Unlöslichkeit in Wasser, Alkohol, Äther, Petroläther bestimmen wird. Dies ist bisher nur in wenigen Fällen geschehen.

Bezüglich weiterer Details der Forschungen über Aschenstoffe wolle man die betreffenden Abschnitte in meiner Biochemie (Bd. II p. 712 ff.) einsehen, da hier nur die allgemeinen Prinzipien, welche die neuesten Forschungen befolgen, dargelegt werden konnten.

Kapitel VII.

Bau- und Betriebsstoffwechsel.

Was aus den aufgenommenen Nahrungsstoffen entsteht und wozu alle diese im Organismus gebildeten Substanzen dienen, wie sie zum Teil zum Wachstum und Aufbau der Zellen, zum Teil aber zum Abbau unter Freiwerden von Energie verwendet werden, so daß wir von Baustoffen und Betriebsstoffen reden können: dies alles ist Hauptgegenstand der Biochemie, welche sich es zum Ziele setzt, mit Hilfe chemischer Methoden die Lebenserscheinungen möglichst weit aufzuklären. Eben deshalb muß speziell für dieses Kapitel auf mein mehrfach zitiertes Werk verwiesen werden, welches sich zum größten Teil gerade mit dem Gegenstande dieses Kapitels zu befassen hatte und die einschlägige Literatur fast bis auf die jüngste Zeit behandelt. Der vorliegende Bericht kann schon wegen der notwendigen Kürze nur die wesentlichen Änderungen streifen, welche die Auffassungen auf diesem Gebiete in den letzten zehn Jahren erfahren haben.

Die plastischen Stickstoffverbindungen und ihr Umsatz im Organismus.

Es wurde bereits hervorgehoben, daß die Pflanze unter ihren Stickstoffverbindungen wesentlich aufbauendes Material besitzt und daß die Eiweißstoffe des Pflanzenkörpers, deren Synthese im Organismus so umfangreich erfolgt, gleichfalls wesentlich als Baustoffe zu bezeichnen sind. Allerdings ist es trotz unserer noch so mangelhaften Einsicht in die hochkomplexen Eiweißstoffe des Protoplasmas: die „Organeiweißstoffe“ oder „Protoplasמידe“, kaum zweifelhaft, daß man die Proteinsubstanzen nicht summarisch als leicht bewegliches Bildungsmaterial auffassen darf. Die Pflanze besitzt vielmehr Proteinstoffe, welche als typische Reservematerialien, die nur zum Zwecke späteren Konsums abgelagert werden, anzusehen sind, und andererseits Proteide, welche höchstens dann einige Dienste als Reservestoffe leisten können, wenn Hungerzustand eintritt, welchen hingegen die Rolle als Plasmaproteide *κατ' ἐξοχὴν* zukommt. Zu diesen Plasmaproteiden gehören wohl schon die Nukleoproteide, jene komplexen, bei der Hydrolyse einfachere Proteinstoffe neben Xanthin- und Pyrimidinderivaten, Kohlenhydrate und Phosphorsäure abspaltenden Substanzen, welche ein charakteristischer Bestandteil der Zellkerne zu sein scheinen. Für gewöhnlich sind die Nukleoproteide nur einer mäßigen Regeneration unterworfen und können nicht etwa als leicht zugängliches Reservematerial angesehen werden. Im Inanitions-

zustande hingegen findet, wie die sog. „Selbstverdauung“ der Hefe¹⁾ zeigt, reichlicher Zerfall von Nukleoproteiden statt, der offenbar als regulatorischer Prozeß bei hochgradigem Nahrungsmangel einsetzt. Von den im Protoplasma der Zellen hauptsächlich vorkommenden Eiweißstoffen sind unsere Kenntnisse noch äußerst fragmentarisch. Typisches Reserveeiweiß stellen die globulinartigen, vielleicht besser als nukleoalbuminartig zu bezeichnenden Phytovitelline der Samennährgewebe dar. Sie stehen in ihrem Charakter den Dottereisweißstoffen der Tierwelt, auch dem Milchkasein unleugbar nahe, und sie dürften auch Phosphor wie diese tierischen Nukleoalbumine enthalten, wenngleich bisher nur vom Legumin der Phosphorgehalt nachgewiesen ist. Möglicherweise reihen sich den Phytovitellinen auch die alkohollöslichen Kleberproteine der Gramineen, die Gliadine als ausgesprochene Reservestoffe an.

Es darf wohl als biochemisches Gesetz ausgesprochen werden, daß der Abbau von Eiweißstoffen im Organismus stets ein hydrolytischer ist und durch entsprechende Fermente, die proteolytischen Enzyme, vermittelt wird. Diese Enzyme sind mit Sicherheit überall anzunehmen, wo Eiweiß gespalten wird, und es hat sich diese Meinung vielfach bei der Eiweißresorption durch Bakterien und Pilze sowohl, wie bei der Aufzehrung der Sameneiweißkörper durch den Keimling bestätigen lassen. Vielfach haben die rasch nachfolgenden sekundären Zersetzungs Vorgänge den richtigen Sachverhalt verdunkelt, und es hat z. B. längere Zeit gedauert, ehe bei der bakteriellen Eiweißfäulnis die primäre Eiweißhydrolyse von den folgenden Umsetzungen der entstandenen Aminosäuren unterschieden wurde. Erst aus den Aminosäuren gehen jene mannigfaltigen Fäulnisprodukte, die man schon lange kennt, wie: Phenole, Oxysäuren, Fettsäuren, Diamine, Indolderivate, Merkaptan, Schwefelwasserstoff u. a. durch Kohlensäureabspaltung, Ammoniakabspaltung, Oxydation und Reduktion hervor. Es dürften auch bei diesen sekundären Umsetzungen Enzyme verschiedener Art eine wichtige Rolle spielen.

Die proteolytischen Enzyme der Pflanzen wirken sehr häufig nach dem Typus des Pankreastrypsins; sie spalten verschiedene Proteine bis zu den Aminosäurekernen auf. Da jedoch das Pankreasenzym, wie Fischer und Abderhalden²⁾ gezeigt haben, nicht alle Polypeptide oder komplexen Aminosäuren hydrolysiert (auch solche, welche bei innerer Darreichung vom Tier glatt aufgespalten werden), so wäre immerhin noch nachzusehen, ob die vom Pankreastrypsin nicht spaltbaren Polypeptide auch von den pflanzlichen Tryp-

¹⁾ Über Selbstgärung der Hefe vgl. Czapek, Biochemie, Bd. II p. 83.

²⁾ E. Fischer u. Abderhalden, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XLVI p. 52 (1905). — Abderhalden u. Rona, ebenda, Bd. XLVII p. 359 (1906).

sinen unberührt gelassen werden. Ein relativ nebensächlicher Unterschied der pflanzlichen Trypsine von dem Pankreasenzym ist der, daß die optimale Wirkung der ersteren meist in schwach saurer Lösung, nicht bei alkalischer Reaktion entfaltet wird. Durch Cohnheim sind zuerst proteolytische Enzyme bekannt geworden, welche nur Albumosen, nicht aber echte Proteine spalten. Solche Erepsine sind nun, wie Vines¹⁾ gezeigt hat, auch im Pflanzenreiche relativ weit verbreitet.

Entgegen früher allgemein geteilten Ansichten ist es auch für die Umsetzung der Reserveproteine bei der Samenkeimung kaum zweifelhaft, daß primär eine Hydrolyse durch proteolytische Enzyme stattfindet, an welche sich sehr schnell sekundäre Umsetzungen verschiedener Art anschließen. Für die Keimung von *Lupinus* und *Hordeum* haben zahlreiche neuere Untersuchungen die Mitwirkung proteolytischer Enzyme sichergestellt (Literatur: Biochemie, Bd. II p. 166). Albumosen und Peptone ließen sich nur spurenweise nachweisen, und werden offenbar sehr schnell in „abiurete Produkte“, vor allem in Aminosäuren weiter gespalten. Die ungemein sorgfältigen und unermüdlich fortgesetzten Untersuchungen der Schule von E. Schulze und E. Winterstein in Zürich haben für den Keimungsstoffwechsel fast alle bei der Eiweißhydrolyse erhältlichen Aminosäuren nachgewiesen, und dabei andererseits gezeigt, wie rasch und intensiv die quantitativen Verhältnisse mancher Aminosäuren nach dem Eiweißabbau sich ändern. Seit langem ist es bekannt, in welchen Massen das Asparagin in verdunkelten Leguminosenkeimpflanzen sich anhäuft, und nach den Erfahrungen von Bertel und mir sind bei Lupinenkeimlingen nach Einwirkung von Chloroform oder Sauerstoffentzug in den Zellen des Wurzelhalses dichte kristallinische Niederschläge von Tyrosin oder eines ihm nahestehenden Aminoderivates nachweisbar. Bei anderen Pflanzen kann wieder Glutamin massenhaft auftreten, ebenso endlich das Arginin bei Coniferenkeimlingen. Dies sind alles gewiß nur Effekte sekundärer Prozesse. Für das massenhafte Auftreten von Tyrosin bei *Lupinus albus* möchte ich eine Störung des oxydativen Abbaues dieser Aminosäure verantwortlich machen. Man beobachtet nämlich nach 1—3 Wochen eine starke Zunahme von phenolartigen stark Silber reduzierenden Produkten (darunter wahrscheinlich Homogentisinsäure) in den chloroformierten Keimlingen, wozu es bei normalen Pflanzen nicht kommt. Es dürfte somit eine Hemmung der Weiteroxydation dieser phenolartigen Abbauprodukte des Tyrosins die Tyrosinanhäufung sekundär erzeugen. Wie die Anhäufung von Asparagin und Glutamin zustande

¹⁾ S. H. Vines, *Annals of Botan.*, Vol. XVIII p. 289 (1904); Vol. XIX p. 171 (1905). — Vernon, *Journ. of Physiol.*, Vol. XXXII p. 33 (1905).

kommt, kann man gegenwärtig nicht sagen. Vielleicht findet dieselbe auf Kosten anderer Aminosäuren statt. Eine Reihe von Biochemikern (Palladin, O. Loew, Schulze und Castoro¹⁾) neigt sich zu der Ansicht, daß hierbei oxydative Stoffwechselprozesse im Spiele sind. Das im Tierreiche bei Eiweißumsatz so massenhaft gebildete Oxydationsprodukt von Aminosäuren: der Harnstoff, ist im Pflanzenreiche bisher nur im Fruchtkörper von *Lycoperdon*-arten nachgewiesen (Bamberger und Landsiedl²⁾), dürfte jedoch noch weiter verbreitet gefunden werden. Weniger wahrscheinlich ist es, daß auch Harnsäure von Pflanzen gebildet wird, da dieselbe nur aus Nukleinen im lebhaften Oxydationsstoffwechsel von Tieren entstehen dürfte.

Kohlenhydrate und Fette.

Die Zucker und Zuckerderivate, deren ausführliche biochemische Charakterisierung gleichfalls in meinem Handbuche (Bd. I) nachzulesen ist, sind in den chlorophyllgrünen Pflanzen in letzter Linie durchaus Produkte der Kohlensäureassimilation, während die heterotrophen Bakterien und Pilze ihre Zuckerarten und Kohlenhydrate aus den verschiedensten Kohlenstoffverbindungen: vom Methan angefangen bis zu den Eiweißkörpern, darstellen können, wie diesbezügliche Ernährungsversuche ohne weiteres lehren. So unbedeutend die Rolle der Stickstoffverbindungen als Quelle von Betriebsenergie bei der Pflanze ist, so bedeutungsvoll ist die Verwendung der Zuckerarten und Kohlenhydrate als Energiequelle im Stoffwechsel der Pflanze. Sie sind neben Fett die Hauptlieferanten für Betriebsenergie. Dort wo sich Zucker und Kohlenhydrate an dem Baustoffwechsel beteiligen, sehen wir sie in der Regel als Atomgruppen in größere Moleküle eintreten, wie uns die Kohlenhydratgruppen in den Eiweißstoffen beweisen. Nur in dem Aufbau der Zellwände treten die einfachen Kohlenhydrate zu hochkomplexen reinen Kohlenhydraten zusammen, oder lassen wie im Chitin andere Atomgruppen in relativ untergeordnetem Maße an der Gruppierung des komplexen Moleküls teilnehmen.

Im Prozesse der Kohlensäureassimilation werden voraussichtlich direkt nur Hexosen gebildet. Doch können wir es derzeit noch nicht ausschließen, daß eine kleine Quantität fünfwertiger Zucker oder Pentosen als direktes Assimilationsprodukt auftreten könnte, denn einer Angabe zufolge soll unter den Produkten der künstlichen Formaldehydkondensation auch Arabinoketose vorhanden sein. Die Frage,

¹⁾ Lit. über die Asparaginfrage: Biochemie, Bd. II p. 186. — Vgl. auch E. Schulze, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XLVII p. 560 (1906).

²⁾ M. Bamberger u. A. Landsiedl, Monatsheft. Chem., Bd. XXIV p. 218 (1903); Bd. XXVI p. 1109 (1905).

ob Traubenzucker, Fruktose, Mannose oder Galaktose als erstformierte Hexose auftritt, ist etwas weniger bedeutungsvoll, da wir heute wissen, daß Umlagerungen dieser Zuckerarten ineinander schon durch geringe chemische Einwirkungen bedingt werden können. Die genannten vier Hexosen sind neben der selten vorkommenden Sorbose übrigens die einzigen natürlich vorkommenden sechswertigen Zuckerarten, und von jeder ist auch wieder nur eine einzige der optisch aktiven Modifikationen als Naturprodukt bekannt. Ebenso kennt man von den Hexiten nur die vier zugehörigen Stoffe: Mannit, Sorbit, Idit und Dulcit, welche als Reduktionsprodukte der fünf natürlich vorkommenden Hexosen künstlich darstellbar sind. Als freier Zucker ist nur Traubenzucker und Fruktose häufig und in großen Mengen vorhanden; Mannose ist als solche nur selten und in geringen Quantitäten nachweisbar, ebenso die Sorbose, während Galaktose mit Sicherheit als freie Hexose im Pflanzenreiche noch nicht beobachtet ist, jedoch weit verbreitete Derivate und Verbindungen liefert, mithin wenigstens vorübergehend gebildet werden muß.

Die erst in den letzten Dezennien der Chemie bekannt gewordenen Pentosen sind so gut wie ausschließlich nur als komplexe Verbindungen vom Pflanzenkörper bekannt, als solche jedoch allgemein verbreitet. Besonders im Zellhautgerüst erscheinen Pentosane massenhaft. Es handelt sich um Derivate der l-Arabinose und der l-Xylose, denen sich möglicherweise noch Abkömmlinge der l-Lyxose in Zukunft beigesellen lassen werden. Da von tierischen Nukleinen die Existenz von Pentosanresten bereits bekannt ist, dürften die Pentosen auch beim Aufbau pflanzlicher Nukleinsäuren eine Rolle spielen. Übrigens gibt es ferner Glukoside, welche Xylose und Arabinose als Komponenten enthalten. Wichtig war die Feststellung, daß auch Methylpentosen und Methylpentosane, also methylierte fünfwertige Zucker, die in der Totalformel 6 Kohlenstoffatome haben, weitverbreitete Baustoffe des Pflanzenkörpers sind. Man kennt von ihnen die Rhamnose (oder Isodulcit), die Fucose und Rhodeose, die als optische Antipoden anzusehen sind, und ferner die Chinovose und Antiarose. Ein fünfwertiger Zuckeralkohol ist der Adonit. Vierwertige Zuckerarten und ihre Derivate spielen im pflanzlichen Stoffwechsel eine relativ geringfügige Rolle. Nur in manchen Algen und Flechten ist viel Erythrit (Phycit), ein vierwertiger Zuckeralkohol zugegen. Die aus dem Apiumglykosid durch Hydrolyse abspaltbare Zuckerart wird als Methyltetrose (Apiose) angesehen, ebenso die Digitoxose aus Digitoxin.

Von höheren Zuckerderivaten sind als interessante hier und da konstatierte Befunde zwei siebenwertige Alkohole: Perseit und Volemit zu nennen.

Die Verbindungen der Zuckerarten, welche als Baustoffe und Reservestoffe in der Pflanze auftreten, sind drei größeren Gruppen

zugehörig. Einmal spielen Ester von Tetriten, Pentosen, Methylpentosen und Hexosen mit Alkylen, aromatischen und verschiedenen anderen Kohlenstoffverbindungen eine große Rolle im Organismus. Man faßt diese Verbindungen meist als Glukoside zusammen. Im Chitin haben wir einen Repräsentanten jener Zuckerverbindungen vor uns, welche als Aminoderivate aufzufassen sind. Aminozuckerreste fehlen aber vielleicht keiner einzigen Eiweißsubstanz und sind daher höchst wichtige Baustoffe jeder Zelle. Eine dritte Gruppe von Zuckerverbindungen umfaßt Polysaccharide und die komplexen Kohlenhydrate, welche nur durch Kondensation gleichartiger oder ungleichartiger Zuckerarten entstehen, und größtenteils typisch kolloidale Substanzen von unbestimmbar hohem Molekulargewicht darstellen. Nur die Disaccharide und Trisaccharide sind in ihrem chemischen Verhalten den einfachen Zuckerarten noch ähnlich, und es hat sich bei einigen Disacchariden, wie beim Rohrzucker, der Maltose und bei der im Pflanzenreiche bisher vermißten Laktose (Milchzucker) auch die Konstitutionsfrage als lösbar erwiesen. Rohrzucker und Maltose sind ungemein verbreitete Pflanzenstoffe, von denen der erstere bemerkenswerterweise in einzelnen Fällen bereits den physiologischen Charakter eines Reservestoffes besitzt, was von den einfachen Hexosen noch nicht zu konstatieren ist. Maltose ist als Abbauprodukt der Stärke von hoher biologischer Wichtigkeit, und dürfte wohl auch bei der Hydrolyse des Glykogens gebildet werden. Für die Pilze hat die Trehalose als Reservestoff große Bedeutung. Von den Trisacchariden sind mehrere als Pflanzenstoffe beschrieben, jedoch nur die Raffinose von größerem Interesse. Ein Tetrasaccharid ist wohl der Reservestoff der Wurzelknollen von *Stachys tubrifera*, die Stachyose.

Der Umsatz der Polysaccharide wird in der Pflanze regelmäßig durch Enzyme vermittelt, welche größtenteils in hohem Grade spezifische Wirksamkeit auf ein bestimmtes Polysaccharid zeigen. Die moderne Lehre von der doppelten Wirksamkeit der Enzyme bei Aufbau und Abbau komplexer Stoffe hat sich gerade auf dem Gebiete der Polysaccharide als richtiger Gesichtspunkt erwiesen, und es ist für künftige Forschungen höchst aussichtsvoll, die Bedeutung der Invertase für die Rohrzuckerbildung, oder die Bedeutung der Maltase für den vitalen Aufbau der Maltose physiologisch näher zu präzisieren.

Das im Tierreiche als Reservekohlenhydrat so verbreitete Glykogen ist bekanntlich auch bei den Pilzen der gewöhnlich vorkommende Reservestoff (1882, Errera¹⁾). Es fehlt jedoch ebensowenig den Spaltpilzen und Spaltalgen. Entgegen früheren Angaben wird es auch von Hefe leicht hydrolysiert bis zum Traubenzucker, welcher sodann der Alkoholgärung anheimfällt. Das Paraglykogen mancher

¹⁾ Über Glykogen ferner Errera, *Recueil Inst. bot. Bruxelles*, Tom. I (1905).

Protozoen und Spaltpilze¹⁾ steht unstreitig dem Glykogen der Tiere und Pflanzen sehr nahe. Bemerkenswert sind die vielen Ähnlichkeiten des Glykogens mit den sich mit Jod rotfärbenden Abbauprodukten der Stärke.

Die Stärke ist in körnigen festen Ablagerungen in den grünen und farblosen Stärkebildnern der Laubblätter, holzigen Achsenteilen, unterirdischen Knollen und Rhizomen, aber auch vielen Samen der wichtigste Repräsentant der pflanzlichen Kohlenhydrate. Da erst 1895 die Biochemie der Stärke durch A. Meyer in mustergültiger monographischer Bearbeitung behandelt worden ist, und dieses Werk bereits von Pfeffer und zuletzt auch von mir voll verwertet werden konnte, mögen hier die einfachen Verweisungen genügen, zumal wesentlich neue Momente in jüngster Zeit in der Stärkechemie nicht hervorgetreten sind. Die von H. Fischer²⁾ mit Recht betonte kolloidale Natur der Stärkekohlenhydrate steht meines Erachtens nach nicht der Annahme im Wege, daß in den Stärkekörnern mikrokristallinische Strukturen vorliegen. Die Zahl der in den natürlichen Stärkekörnern nativ vorkommenden Kohlenhydrate (die übrigens gewiß miteinander nahe verwandt sind), steht noch nicht völlig sicher, doch neigen sich die meisten Forscher, so auch neuestens Maquenne und Roux³⁾, der Lehre von der Dualität der Stärkekonstituenten zu. Der von den letztgenannten Autoren als „Amylocellulose“ zuletzt als „Amylose“ bezeichnete Stärkebestandteil ist wohl mit Meyer's β -Amylose einfach identisch, ebenso wie Maquenne's „Amylopektin“ keine wesentliche Änderung des Begriffes „ α -Amylose“ oder Stärkekellulose bedeutet. Die Befunde von Roux, wonach das letztere Kohlenhydrat durch Erhitzen in Amylose übergeführt werden kann und dieser Prozeß umkehrbar ist, ferner der Nachweis von Wolff und Fernbach⁴⁾, daß in unreifen Getreidekörnern eine enzymartige Substanz (Amylokoagulase) existiert, welche lösliche Stärke aus ihrer Kolloidlösung in Wasser koaguliert, könnten neue Ausgangspunkte zur genaueren Verfolgung der Stärkeablagerung in der Pflanze liefern.

Das Inulin wurde 1898 in einer größeren Monographie von H. Fischer⁵⁾ behandelt, wo auch die physikalische Natur der

¹⁾ Vgl. L. Errera, l. c., Tom. I (1905).

²⁾ H. Fischer, Cohns Beitr. z. Biolog. d. Pfl., Bd. VIII p. 79 (1898); Ber. bot. Ges., Bd. XXII p. 107 (1903); Beiheft. bot. Centr., Bd. XVIII Abt. I p. 409 (1905).

³⁾ L. Maquenne u. E. Roux, Compt. rend., Tom. CXL p. 1303 (1905); Bull. soc. chem., Vol. XXXIII p. 471, 723, 788 (1905). — Roux, Compt. rend., Tom. CXLII p. 95 (1906).

⁴⁾ J. Wolff u. A. Fernbach, Compt. rend., Tom. CXXXVII p. 718 (1903); Tom. CXXXVIII p. 819 (1904); Ann. Inst. Pasteur, Tom. XVIII Nr. 3 (1904); Compt. rend., Tom. CXXXIX p. 1217 (1904); Tom. CXL p. 95 (1905); Wochenschr. f. Brauerei, Bd. XXI Nr. 24 (1904).

⁵⁾ H. Fischer, Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. VIII p. 85 (1898).

„Inulinsphärite“ eingehend diskutiert wird. Ob man, angesichts der vielen Übergangsstufen vom typisch kolloidalen Zustand zu den Charakteren der Kristalloide, viel gewinnt, wenn man mit Fischer die kristallinische Natur der Inulinkugeln in Abrede stellt, ist mir zweifelhaft. Nach den Erfahrungen von Tanret und von H. Fischer dürfte übrigens das im Zellsaft gelöste Inulin mit den gefällten Inulinsphäriten chemisch nicht identisch sein.

Die als „Reservecellulosen“ zusammengefaßten Kohlenhydrate bilden Verdickungsschichten der Zellwand, welche nach Bedarf aufgelöst werden. Sie sind vor allem den Samennährgeweben eigen, fehlen jedoch auch anderen Speicherorganen nicht. Insbesondere scheinen diese Stoffe in den Achsenteilen von Holzgewächsen eine größere Rolle zu spielen, als bisher angenommen wurde. Schellenberg¹⁾ hat näher dargelegt, daß im Frühling deutliche Lösungserscheinungen an den Zellwänden der primären Rinde und an den Membranen des Leptomparenchymis sichtbar sind, wogegen im Winter alle diese Zellhäute stärker verdickt sind. Mannose, Galaktose, Arabinose und Xylose sind die bei der Hydrolyse aus den verschiedenen Reservecellulosen erhältlichen Zuckerarten; besonders aber scheinen die Mannane und Galaktane den Reservestoffcharakter zu besitzen. Es ist noch unbekannt, wieweit Mischkohlenhydrate (Mannogalaktane) vorliegen. Das durch seine Jodreaktion ausgezeichnete Amyloid von *Tropaeolum*, *Impatiens* usw. scheint ein Galaktoaraban zu sein. Mit einem Lävulomannan haben wir es vielleicht in der Reservecellulose von *Phytelephas* zu tun.²⁾

Seltener sind schleimige resp. im trockenen Zustand hornartige Reservekohlenhydrate, wie sie im Leguminosensamen, sodann auch in Araceenrhizomen und in den Orchideknollen vorkommen. Nach Bourquelot und Hérissé³⁾ ist das Kohlenhydrat der *Ceratonia*samen ein Galaktoaraban. Um ein Mannan handelt es sich bei dem Reservestoff aus dem Rhizom von *Hydrosme Rivieri*. Der Salepschleim dürfte ein Glukomannan sein.

Reservefett spielt entschieden die wichtigste Rolle in dem Nährgewebe der Samen, während es in allen übrigen Speichergeweben an Bedeutung hinter den Kohlenhydraten zurücktritt. Etwa 0.8 aller Samenpflanzen besitzen fetthaltiges Samennährgewebe. Die leichte Ausnützung von Fett als Betriebsenergiequelle setzt die Möglichkeit kräftiger Oxydationsprozesse voraus, da Fette relativ sauerstoffarme Verbindungen sind. Im übrigen sind die Fette ebenso wirksame

¹⁾ H. C. Schellenberg, Ber. bot. Ges., Bd. XXIII p. 36 (1905). — Auch Leclerc du Sablon, Rev. gén. Bot., September 1904. — M. C. Potter, Ann. of Bot., Vol. XVIII p. 121 (1904).

²⁾ Baker u. Pope, Proceed. chem. soc., Vol. XVI p. 72 (1900).

³⁾ Bourquelot u. Hérissé, Compt. rend., Tom. CXXIX p. 228, 391 (1899).

Betriebsenergiequellen wie die Zuckerderivate. Ihrer chemischen Natur nach sind die Tier- und Pflanzenfette sehr ähnlich. Hier wie dort handelt es sich um die Glycerinester höherer gesättigter und ungesättigter Fettsäuren, wohl meist um reine Triglyzeride derselben Säure, doch häufig genug bei Pflanzen auch um Mischglyzeride (Oleopalmitine, Oleostearine). Die festen und salbenartigen Fette bilden nur tropische Pflanzen aus, während in gemäßigten Klimaten anscheinend nur flüssige, oleinreiche Fette formiert werden. Die Entstehung und Umbildung der Fette in der Pflanze umfaßt durchaus schlecht gekannte chemische Vorgänge im lebenden Organismus. Die reichliche Ansammlung von Kohlenhydraten (Stärke) in unreifen Samen, die im reifen Zustand sehr fettreich sind, deutet man dahin, daß die Fette aus Kohlenhydraten entstehen. Der entgegengesetzte Prozeß findet bei der Keimung von Ölsamen statt, wo man im Verhältnis der ausgeatmeten CO_2 zum verbrauchten Sauerstoff ein feines Reagens für den Zeitpunkt besitzt, welcher den Beginn des Zuckerverbrauches markiert.

Chemisch können wir uns jedoch noch immer keine plausible Vorstellung von dem Übergang zwischen Fett und Zucker machen. Nachweisen läßt sich nur reichliches Auftreten freier Fettsäuren, Vorhandensein von fettspaltendem Enzym: die Jodzahl deutet durch Verminderung auf eine Abnahme ungesättigter Fettsäuren; die Verseifungszahl ändert sich wenig. Übrigens haben die neueren einschlägigen Studien von Fürth¹⁾, Sani²⁾ und Jegorow³⁾ nicht übereinstimmende Resultate geliefert. Mazé⁴⁾ dürfte bei seiner Annahme, daß in der Autolyse von Ricinussamenbrei das Fett reichlich reduzierenden Zucker liefert, durch Zuckerbildung aus Kohlenhydraten getäuscht worden sein.

Die Lecithine, oder wie man sie in neuerer Zeit nennt, die Phosphatide, umfassen alle ätherlöslichen Stoffe, welche Phosphorsäure in esterartiger Bindung enthalten. Man erhält sie bei allen analytischen Untersuchungen regelmäßig als Begleiter der Fette, mit denen sie jedoch physiologisch nichts gemein haben. Ihr Verhalten bei der Keimung von Samen beweist deutlich, daß sie keine Reservestoffe sind, sondern den Charakter von Baustoffen der Zelle tragen.

Den Fetten sind ferner sehr gewöhnlich kleine Mengen von unverseifbaren Stoffen aus der Gruppe der Phytosterine beigemengt. Auch diese Substanzen sind keine Reservestoffe. Wahrscheinlich handelt es sich um Stoffe aus der Verwandtschaft der Terpene, vom Charakter einwertiger, seltener zweiwertiger Alkohole, welche kaum

¹⁾ O. v. Fürth, Hofmeist. Beiträge, Bd. IV p. 430 (1903).

²⁾ G. Sani, Atti Accad. Lincei, Roma, Vol. XIII p. 382 (1904).

³⁾ M. Jegorow, Botan. Centr., Bd. CI p. 598 (1905).

⁴⁾ Mazé, Compt. rend., Tom. CXXX p. 424 (1900), Tom. CXXXIV p. 309 (1902).

einem Zellplasma fehlen, ohne daß man sie zu irgend welchen physiologischen Leistungen in spezielle Beziehung bringen könnte.

Die Zellwandsubstanzen.

Wie bereits hervorgehoben worden ist, kommt den sonst meist im Dienste des Betriebsstoffwechsels stehenden Kohlenhydraten entschieden die größte Bedeutung als Baustoffe zu, wenn es sich um die Konstruktion des Zellhautgerüsts der Pflanzen handelt. Es sind durchaus andere Kohlenhydrate, welche als typische Skelettsubstanzen auftreten: vor allem die Cellulose im engsten Sinne des Wortes, ein durch Säuren nur schwer angreifbares Traubenzuckerderivat von universellem Vorkommen im Pflanzenreiche und sporadisch auch im Tierreiche gebildet. Als „Hemicellulosen“ bezeichnet man mit E. Schulze alle leichter hydrolysierbaren Zellwandstoffe, soweit sie den Kohlenhydraten zuzurechnen sind. Es sind dies Derivate von Pentosen (Arabinose, Xylose) und Hexosen (Galaktose, Mannose), die von den Reservecellulosen rein chemisch kaum differieren und nur durch ihre physiologische Bedeutung als skelettbildende Hemicellulosen zusammengehören. Die möglicherweise verbreitet auftretenden Methylpentosane, wie das Fucan der Phäophyceen, dürften wohl kaum anderes als Skelettsubstanzen darstellen. Von den hemicelluloseartigen Gerüststoffen führen Übergänge zu den gallertigen Pektin-substanzen, die chemisch und physiologisch noch recht unzureichend bekannt sind. Soweit die bisherigen Forschungen reichen, sind auch die Pektinstoffe Derivate der Xylose, Arabinose und Galaktose und enthalten wahrscheinlich eine oder mehrere Carboxylgruppen; Wiederverwendung im Stoffwechsel. Lösungsvorgänge konnten an Pektinstoffen bisher nicht beobachtet werden. Die Koagulation kolloidaler Pektinlösungen scheint von Enzymwirkungen in der Pflanze abzuhängen.

Die Pektinstoffe sind ihrerseits wieder von den Gummiprodukten schlecht abgegrenzt: Stoffen, welche den Charakter komplexer Kohlenhydratsäuren haben und in der Pflanze als pathologisch und regulatorisch entstehende Substanzen keine geringe Rolle spielen. Von Interesse ist es jedenfalls für die Biochemie der Gummiarten, daß oxydierende Enzyme in Gummiaggregaten regelmäßig vorkommen¹⁾ — wenn man es auch dahingestellt sein läßt, ob gerade diese Enzyme an der Gummibildung beteiligt sind. Die Angaben über bakterielle Gummosis bedürfen gleichfalls noch weiterer kritischer Verfolgung.

Die chemische und physiologische Erforschung der verholzten Zellwände befindet sich ebenso gegenwärtig noch im vollen Flusse

¹⁾ Neuere Angaben hierüber bei Tschirch u. Stevens, Pharm. Centralhalle, 1905. Nr. 26 p. 501. — A. B. Stevens, Americ. Journ. Pharm., Vol. LXXVII p. 255 (1905).

und es läßt sich Abschließendes über die Natur der konstituierenden Kohlenhydrate der Holzzellmembranen ebensowenig sagen, wie über die aromatischen Kohlenstoffverbindungen der Holzmembranen, mit welchen die sog. „Ligninreaktionen“ zusammenhängen. Grafe's¹⁾ Vermutung, daß große Mengen von Vanillin, Brenzkatechin und Methylfurfural in esterartiger Bindung in den verholzten Zellwänden vorkommen, scheint recht unwahrscheinlich, und einstweilen möchte ich noch immer an der von mir aufgestellten Meinung²⁾ festhalten, daß es sich um andere cyklische Kohlenstoffverbindungen als die angeführten handelt. Einer weiteren Aufklärung bedarf u. a. noch der von mir in den Zellwänden zahlreicher Laub- und Lebermoose, z. B. Sphagnum, aufgefundene Stoff³⁾, welcher starke Millonsche Reaktion gibt und phenolartigen Charakter besitzt. Ähnliche Substanzen dürften hier und da auch bei Phanerogamen vorkommen.

Daß an der Zusammensetzung verkorkter Zellhäute hochwertige Fettsäuren einen hervorragenden Anteil nehmen, steht wohl außer Zweifel; doch sind andere wichtige Fragen wie jene, welchen Anteil Kohlenhydrate am Aufbau verkorkter Membranen nehmen, noch durchaus kontrovers. Das Cerin des Korkes ist wohl ein phytosterinartiger Stoff.⁴⁾ Für die Cuticularsubstanz fehlen eingehende chemische Studien aus neuerer Zeit so gut wie vollständig, und es kann somit nichts Bestimmtes über die biochemischen Beziehungen zwischen Kork und Cuticula ausgesagt werden. Ökologisch haben sie unleugbar manches gemein.

Noch weniger ist über die schleimigen Zellwandstoffe bekannt, in betreff deren ich (wie überhaupt für die Biochemie der Zellhautstoffe) auf Kap. XXVII meines Handbuches verweisen muß.

Möglicherweise ist das so sehr als auffällig vermerkte verbreitete Vorkommen von Chitin in den Zellhäuten der Pilze und Bakterien keine Erscheinung, welche dem sonst Pflanzen eigenen Membranbildungsschemismus fern steht. Den neueren Forschungen zufolge⁵⁾ ist nämlich auch das Chitin der Tiere ein polysaccharidartiger Stoff, welcher reichlich Glykosaminkomplexe enthält. Tierisches und pilzliches Chitin dürften von einander kaum verschieden sein.

Ehe man über die Bildung der Zellmembranen, sowie über die sekundären chemischen Veränderungen, die sich so häufig total oder schichtenweise an älteren Zellhäuten vollziehen, klare Vorstellungen gewinnen kann, wird man vor allem anderen Näheres über die Kon-

¹⁾ V. Grafe, Sitzungsber. Wien. Akad., Bd. CXIII Abt. I, Mai 1904.

²⁾ F. Czapek, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XXVII p. 153 (1899).

³⁾ Czapek, Flora, 1899, p. 381.

⁴⁾ Vgl. H. Thoms, Pharmaceut. Centralhalle, 1898, Nr. 39.

⁵⁾ O. v. Fürth u. M. Russo, Hofmeist. Beitr., Bd. VIII p. 163 (1906) und v. Fürth, Vergleich chem. Physiol. d. nied. Tiere (1903), p. 471.

stitution der Cellulose wissen müssen, um eventuell intermediäre Produkte analytisch zu verfolgen. Skraup's¹⁾ Entdeckung der Cellobiose als Celluloseabbauprodukt hat vorläufig noch keine einschlägigen Befunde gezeitigt, und auch die verschiedenen chemischen Spekulationen über Cellulosekonstitution, die anderwärts nachzulesen sind, sind biochemisch unfruchtbar geblieben. Auch wäre die Frage zu entscheiden, inwieweit Glykoproteide: an Kohlenhydratgruppen sehr reiche Eiweißsubstanzen, bei der Membranbildung eine Rolle spielen, wobei an eine chemische Prüfung der von Noll²⁾ im *Derbesia*-zellinhalt entdeckten Gebilde zu denken wäre. Wenig bedeutungsvoll scheint mir die Kontroverse, ob die Zellhäute „Ausscheidungen“ oder „Umbildungen“ des Protoplasmas seien.³⁾ In vieler Hinsicht ist der von Biedermann⁴⁾ gebrauchte Ausdruck „geformtes Sekret“ auch für die pflanzlichen Zellmembranen gültig.

Organische Säuren.

Die im Pflanzenorganismus gebildeten organischen Säuren von einem einheitlichen Gesichtspunkte zu besprechen, dürfte schwer möglich sein, obgleich es immer wahrscheinlicher wird, daß der oxydative Kohlenhydratstoffwechsel die Hauptrolle bei der Formierung organischer Säuren im lebenden Pflanzenorganismus spielt. Schon unsere derzeitige biochemische Erfahrung legt nahe, wie leicht organische Säuren direkt aus Fetten entstehen können, wie einfach aus Eiweißstoffen durch Abbau auf Aminosäuren und Ammoniakabspaltung aus den letzteren Fettsäuren der Essigsäurereihe und Oxalsäurereihe hervorgehen können. Handelt es sich in diesen Fällen nur um Derivate der Methanreihe, so sind andererseits verschiedene aromatische Säuren wie Benzoesäure, Salizylsäure, Zimtsäure weit verbreitet, welche mit dem Kohlenhydratstoffwechsel nichts zu tun haben dürften.

Wie wir uns biochemische Übergänge von Zucker zu Säuren denken können, lehrt die fermentative Glukonsäurebildung aus Traubenzucker durch eine Reihe von Bakterien. Dabei ist zu bemerken, daß es sich wahrscheinlich hierbei um einen der Essiggärung des Äthylalkohols analogen Prozeß handelt, welcher letztere wohl gleichfalls über Acetaldehyd zur Säure führt.

Bei der künstlichen Oxydation des Traubenzuckers wird in analoger Weise zunächst Glukonsäure, sodann Zuckersäure erhalten

¹⁾ Zd. Skraup u. König, Ber. chem. Ges., Bd. XXXIV p. 1115 (1901); Monatshefte f. Chem. Bd. XXII p. 1011 (1902). — Maquenne u. Goodwin, Bull. soc. chim., Tom. XXXI p. 854 (1904).

²⁾ F. Noll, Ber. bot. Ges., Bd. XVII p. 303 (1899). — A. Ernst, Flora, 1904, p. 520.

³⁾ Lit. in meiner Biochemie, Bd. I. p. 584.

⁴⁾ Biedermann, Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. II p. 460 (1902).

und es zerfällt bei der Weiteroxydation das Hexosenmolekül in Weinsäure und Oxalsäure: Säuren, welche ungemein häufig in der lebenden Pflanzenzelle auftreten. Wenn auch fraglos Oxalsäure in großen Mengen und sehr gewöhnlich als ein Produkt unvollständiger Oxydation des Zuckers in der Pflanze erscheint, so gibt es jedoch verschiedene andere Stoffwechselprozesse, die gleichfalls reichlich Oxalsäure liefern. Lehrreich sind in dieser Richtung die Beobachtungen von Wehmer und Emmerling¹⁾, welche erwiesen haben, daß Schimmelpilze auf Pepton oder Aminosäuren ohne Zuckerzufuhr sehr viel oxalsaures Ammonium formieren. Apfelsäure wird wahrscheinlich nicht weniger häufig als Oxalsäure im Stoffwechsel gebildet, doch wissen wir bisher nicht welche Chemismen zur Apfelsäureentstehung am häufigsten Anlaß geben. Ebenso ist noch die Bildungsgeschichte der verbreitet auftretenden Bernsteinsäure durchaus unsicher. Von der Fumarsäure, welche besonders bei Pilzen häufig auftritt, gilt dasselbe. Endlich ist die biochemische Rolle der mitunter massenhaft gebildeten Zitronensäure noch gänzlich dunkel. Doch scheinen bei allen diesen Säuren wesentlich oxydative Vorgänge als Bildungsursachen in Frage zu kommen.

Wesentlich anders zu deuten ist die Entstehung der Milchsäure in der bakteriellen Milchsäuregärung und die Buttersäurebildung durch anaerobe Bakterien. In der Milchsäuregärung zerfällt das Hexosenmolekül ohne Sauerstoffaufnahme glatt in zwei Äquivalente Milchsäure, und es wird diese Umsetzung voraussichtlich durch ein Enzym katalytisch beschleunigt. Aber auch bei der chemisch noch nicht sicher zu deutenden Buttersäuregärung findet ein Zerfall unter „intramolekularer Umlagerung“ ohne oxydative Prozesse im engeren Sinne statt.

Die physiologische Bedeutung von organischen Säuren in der lebenden Pflanze ließ sich bisher für die Oxalsäure am besten erforschen. Für die Oxalsäurebildung durch Pilze auf zuckerhaltigem Substrate ist es durch ältere Untersuchungen insbesondere von Wehmer sehr wahrscheinlich gemacht worden, daß die Säure hier als Produkt unvollständiger vitaler Oxydation des Zuckers aufzufassen ist. Hier kann die Oxalsäureansammlung einen Aziditätsbetrag erreichen, welcher die Weiterentwicklung des Pilzes hemmt, obgleich es sich um Organismen handelt, die höhere Oxalsäurekonzentrationen vertragen, als andere Pflanzen.²⁾ Man darf hier allerdings nicht ohne genauere Prüfung des Sachverhaltes ein Ansteigen der Azidität in der Nährflüssigkeit auf Oxalsäurevermehrung beziehen, da häufig auch

¹⁾ O. Emmerling, Centr. Bakteriöl., Abt. II Bd. X p. 273 (1903). — Für Polypeptide: Abderhalden u. Ternuchi, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XLVII p. 394 (1906).

²⁾ Vgl. J. Nikitinsky, Jahrbüch. wissenschaftl. Botan., Bd. XL p. 10 (1904).

Säurebildung durch elektive Verarbeitung der Kationen von anorganischen und organischen Salzen zustande kommt. Neuere Arbeiten haben auch auf dem Gebiete der Phanerogamenphysiologie den Vorteil jener Methoden zur Erforschung der Bedeutung der Oxalsäure erwiesen, welche es sich zur Aufgabe setzen, die die Oxalsäureproduktion regulierenden Faktoren zu ermitteln. So hat Benecke¹⁾ nachgewiesen, daß Darreichen von Nitraten als Stickstoffquelle bei Mais die Oxalsäureproduktion sehr begünstigt, wogegen Ersetzung des Nitrats durch Ammoniaksalz die Oxalatbildung stark einschränkt. Nach Amar²⁾ soll es bei Caryophyllaceen gelingen, durch Kultur der Keimlinge in kalkfreien Nährlösungen die Oxalatproduktion so gut wie völlig zu sistieren.

Senfölglykoside und Nitrilglykoside.

Diese beiden wichtigsten Repräsentanten stickstoffhaltiger glykosidischer Stoffgruppen des pflanzlichen Stoffwechsels sind vorläufig chemisch besser erforscht als physiologisch. In den Senfölglykosiden handelt es sich um komplexe Derivate der Isothiocyansäure, häufig um Alkylisothiocyansäureester gepaart mit Kaliumbisulfat, wie im Sinigrin von *Sinapis nigra*, oder im Glykonasturtiin und Glykotropaeolin; seltener um Stoffe, welche wie das Glykosid der *Sinapis alba*, noch aromatische Gruppen und Cholinreste bei der Hydrolyse abspalten. So viel sich übersehen läßt gehören die Senfölglykoside nicht zu jenen Substanzen, welche als Intermediärprodukte im Stoffumsatze gebildet werden, sondern sie dürfen mehr als Stoffwechselendprodukte aufgefaßt werden. Physiologisch scheinen sie mit den nicht selten auftretenden Lauchölen oder Alkylsulfiden in Beziehung zu stehen. Es ist ferner nicht ausgeschlossen, daß die von Went³⁾ beobachtete Bildung von Schwefelkohlenstoff bei *Schizophyllum lobatum* mit verwandten Umsetzungen zusammenhängt. Bei Untersuchungen über die Entstehung der Senfölglykoside wäre die Ableitung von den schwefelhaltigen Gruppen (Cysteinkomplexe) des Eiweißmoleküls in Betracht zu ziehen.

Weit allgemeiner als die Senfölglykoside treten Nitrilglykoside als pflanzliche Stoffwechselprodukte auf: Substanzen als deren typischer Repräsentant das Mandelsäurenitrilmaltosid oder Amygdalin gelten kann. Amygdalin selbst ist möglicherweise nicht nur bei den Rosaceen und Prunaceen, sondern auch bei anderen Pflanzengruppen verbreitet: es besitzt chemisch nahe Verwandte im Laurocerasin, Dhurrin und

¹⁾ W. Benecke, Botan. Ztg., 1903, Abt. 1 p. 79.

²⁾ Amar, Compt. rend., Tom. CXXXVI p. 901 (1903); Tom. CXXXVII p. 1301 (1903).

³⁾ F. A. C. Went, Bericht. deutsch. botan. Ges., Bd. XIV p. 158 (1896).

dem jüngst durch Guignard und Bourquelot¹⁾ entdeckten Sambunigrin. Andere Glykoside, deren Typus das Phaseolunatin von *Phaseolus lunatus* und *Linum* darstellt, sind Paarlinge von Cyanhydrinen mit Zucker. Nähere Angaben wollen in meiner Biochemie (Bd. II p. 252), sowie in den neuesten kritischen Zusammenstellungen von Greshoff²⁾ und Henry³⁾ nachgesehen werden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Nitrilglykoside mitunter eine bedeutungsvolle Rolle im Intermediärstoffwechsel spielen, eine Ansicht, für welche die Arbeiten von Treub⁴⁾ wichtige Stützen geliefert haben. Die große Reaktionsfähigkeit der Nitrile könnte sehr wohl auch eine biologische Bedeutung besitzen, selbst wenn sich die sehr weitgehende Theorie Treub's, wonach die Blausäurebildung allgemein als erste Vorstufe der Eiweißsynthese aus Nitraten anzusehen sei, sich nicht ganz bestätigen würde.

Gerbstoffe.

Es wird sich wohl empfehlen, in der Ernährungsphysiologie den Begriff „Gerbstoff“ fallen zu lassen, und die durch eine Reihe von qualitativen Reaktionen dürftig zusammengehaltenen Substanzen von chemisch und biologisch sehr differenten Eigenschaften besser zu präzisieren; denn wenn man nur auf die Eisenreaktion, gewisse Fällungsreaktionen und Farbenreaktionen Rücksicht nimmt, so können Intermediärprodukte des Tyrosinstoffwechsels, aplastische Produkte des Kohlenhydratstoffwechsels, ja selbst Alkaloide unterschiedslos als „Gerbstoffe“ behandelt werden. Diese Gesichtspunkte sind in neuerer Zeit von mehreren Seiten (auch Biochemie II p. 576) hervorgehoben worden, so daß zweifellos eine Wiederaufnahme der experimentellen Bearbeitung der Gerbstofffrage dieselben in ausgiebigster Weise berücksichtigen muß. Chemisch genauer bekannt sind übrigens nur wenige einschlägige Stoffe, wie die Gallusgerbsäure (Tannin) und die Ellagsäure.

Die Gerbstoffe sind relativ selten in idioblastäre Zellen eingeschlossen und sie gehören, wenn sie auch in Sekreten mitunter reichlich vorkommen, entschieden zu jenen Benzolderivaten, welche man wegen der vorwaltend diffusen Verbreitung in den Geweben als „omnicellulär verbreitete“ Substanzen den „idioblastär gebildeten“ gegenüberstellen kann.

¹⁾ Guignard, Compt. rend., Tom. CXLI p. 16 u. 236 (1905). — Bourquelot u. E. Danjou, Journ. Pharm. Chim., Tom. XXII p. 219 (1905).

²⁾ M. Greshoff, Pharmaceut. Weekblad, 1906, Nr. 39.

³⁾ T. A. Henry, Science Progress, Nr. 1, July 1906.

⁴⁾ M. Treub, Annal. Jard. bot. Buitenzorg, Vol. XIII u. II. Ser., Vol. IV p. 86 (1905). — Für *Prunus*, neuere physiologische Studien von E. Verschaefelt, Kgl. Akad. Amsterdam, 25. Juni 1902.

Andere omnicellulär verbreitete cyklische Kohlenstoffverbindungen.

Unter den omnicellulär vorkommenden Benzolderivaten spielen phenolartige Stoffe, besonders mehrwertige Phenole eine große Rolle. Häufig, wie im Arbutin, Hesperidin, Phloridzin, Coniferin, Gaultherin u. a. liegt glykosidische Bindung des aromatischen Stoffes vor. Physiologisch läßt sich über alle diese Substanzen noch wenig sagen, zumal in neuerer Zeit Experimentaluntersuchungen nicht mehr in größerem Maßstabe auf diesem Gebiete angestellt worden sind. Von manchen hierhergerechneten Substanzen erscheint es wenig wahrscheinlich, daß sie rein aplastisch sind, und im allgemeinen dürfte man auch hier physiologisch sehr ungleichwertige Stoffe antreffen.

Farbstoffe.

Abgesehen von dem mit der Kohlensäureassimilation so innig verknüpften Chlorophyllfarbstoff produzieren die Pflanzen eine enorme Menge färbender Substanzen, die den verschiedensten chemischen Gebieten und Stoffwechselbezirken angehören. Hier muß eine kurze Erwähnung der wichtigsten Gruppen von pflanzlichen Pigmenten genügen. Näher bekannt sind:

1. die Farbstoffe der Lipochromgruppe, deren bekannteste Repräsentanten die Pigmente der Karotingruppe darstellen. Man nimmt meist eine chemische Verwandtschaft zu den phytosterinartigen Stoffen an. Ob dies für alle gelben Blüten- und Fruchtfarbstoffe, von denen nach Tschirch¹⁾ sich eine recht bedeutende Zahl unterscheiden läßt, zutrifft, mag noch dahingestellt bleiben.
2. Die Farbstoffe der Indigogruppe, deren wichtigster Vertreter das Indigotin darstellt, ein Indolderivat, welches allerdings fertig gebildet nicht in der lebenden Pflanze vorkommt, sondern erst postmortal aus dem präformierten Indoxylglykosid entsteht. Indigotin und Indirubin dürfen als dem Eiweißstoffwechsel entstammende Substanzen angesehen werden, deren Indolkern aus den Tryptophangruppen der Proteinstoffe herzuleiten ist.
3. Die Flavon- und Xanthonderivate: Meist gelbgefärbte, oft glykosidische Pigmente, zu denen u. a. das Quercitrin, Apiin, Fisetin, Xanthorrhhamnin zählt. Fast alle sind chemisch gut studiert, weniger jedoch physiologisch bekannt. Wahrscheinlich handelt es sich um aplastische Stoffe von geringer Bedeutung

¹⁾ A. Tschirch, Ber. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXII p. 414 (1904).

für den lebenden Organismus. Sie sind öfters in der Epidermis lokalisiert.

4. Die Anthrazenfarbstoffe: teils Verwandte des Emodins, teils dem Alizarin nahestehend, enthalten den Kern des Anthrazens.
5. Die Anthokyanfarbstoffe, die wahrscheinlich zu den mehrkernigen Benzolderivaten zählen. Wir führten diese Pigmente wegen ihrer vielfachen biologischen Beziehungen zur Funktion der Laubblätter bereits in dem Abschnitte über Kohlensäureassimilation an.
6. Huminfarbstoffe: Teils Oxydationsprodukte von Zuckerarten, teils Derivate gerbstoffartiger Substanzen, wie die Rindenrotfarbstoffe oder Phlobaphene.
7. Alkaloidische Farbstoffe. Eine Anzahl basischer, sich vom Isochinolin ableitender Pflanzenstoffe besitzt den Charakter von gelben Farbstoffen, so das Hydrastin, Berberin, die Salze des Chelerythrins u. a. m. Ihre Verbreitung ist ziemlich beschränkt.
8. Chinonartige Pigmente von gelber Farbe. Hierher gehören nur sehr zerstreute Befunde, wie z. B. der Nachweis von Benzochinon unter den Stoffwechselprodukten der *Streptothrix chromogena* durch Beijerinck.¹⁾
9. Die Gruppe der Lichenenfarbstoffe, von denen allerdings nur die Vulpinsäure und deren Verwandte chemisch näher erforscht sind.

Das was über Entstehung, chemische Natur und über die biochemischen Beziehungen der pflanzlichen Pigmente zu anderen Stoffen des Organismus bekannt geworden ist, findet sich in den betreffenden Abschnitten meiner „Biochemie der Pflanzen“ zusammenfassend dargestellt. Die Bildung der charakteristischen Pigmente fällt meist unter die streng erblichen Artmerkmale und gehört seltener unter die sog. adaptiven Speziesmerkmale. Doch lehrt die Möglichkeit bei manchen Bakterienformen durch äußere Einflüsse die Pigmentbildung zu unterdrücken und zu fördern, sehr deutlich, daß auch hier mitunter Akkommodation und regulative Beeinflussung stattfindet. Gewiß wird es auch bei Phanerogamen möglich sein z. B. die Blütenfarbe durch Herstellung bestimmter Bedingungen zu beeinflussen. Für *Aspergillus niger* ist es von Milburn²⁾ ausführlich erläutert worden, wie dieser Pilz sein normales schwarzbraunes Conidiumpigment und einen gelben Farbstoff bei verschiedener Ernährung verschieden intensiv ausbildet. Bei den Flechten scheint nach Zopf³⁾ häufig die Bildung gewisser Farbstoffe ein streng erblicher Speziescharakter zu sein.

¹⁾ Beijerinck, Centr. Bakt., Abt. II. 1900 p. 2.

²⁾ Th. Milburn, Centr. Bakt., Abt. II Bd. XIII p. 269 (1904).

³⁾ W. Zopf, Beiheft. bot. Centr., Bd. XIV p. 95 (1903); Ber. bot. Ges., 1905, p. 497.

Alkaloide.

Als Alkaloide pflegt man zahlreiche stickstoffhaltige Substanzen von basischem Charakter zusammenzufassen, welche verschiedenen Gebieten der Kohlenstoffchemie angehören. Man kann unter ihnen unterscheiden Derivate des Purins (Harnsäure- oder Koffeingruppe), Derivate des Pyridins, Chinolinbasen, Isochinolinbasen, Morphinbasen, Angehörige der Cholingruppe, endlich aminartige Basen. Ihrer chemischen Verschiedenheit entsprechend ist auch die Stellung und Bedeutung der Alkaloide im Stoffwechsel höchst different. Während die Purinbasen wahrscheinlich Glieder des Nukleinstoffwechsels sind, gehören Cholin, Muscarin, Betain und deren Verwandte in den biochemischen Kreis der Lecithine. Die Chinolinbasen dürften genetisch mit der Indolgruppe der Proteinsubstanzen zusammenhängen. Isochinolin- und Morphinbasen haben wahrscheinlich ähnlichen Ursprung und können mit benzoylierten Aminosäuren in genetische Beziehung gesetzt werden. Jedenfalls hängen sie mit dem Eiweißstoffwechsel zusammen, was auch für die Pyridinderivate gilt, welche entschieden alle anderen Alkaloide an Mannigfaltigkeit übertreffen. Die Physiologie der Alkaloide wird durch die neuerdings eingeschlagene Methodik, exakte quantitative Bestimmungen an Stelle der mikrochemischen Untersuchung zu setzen, wohl sehr bald auf einer besseren Basis gegründet sein, als es bisher der Fall war. So ist es (Clautriaux¹⁾ und Feldhaus²⁾ für mehrere Fälle gelungen, die früher immer wiederkehrende Auffassung, daß Alkaloide nicht selten den Charakter von Reservestoffen tragen, endgültig zu widerlegen. Bezüglich der Orte der Alkaloidbildung in der Pflanze, der Wirkung von Licht auf die Intensität dieser Bildungsprozesse etc. sind noch manche Fragen unzureichend aufgeklärt. Feldhaus konnte bei Blättern von *Datura Stramonium* morgens und abends keinen Unterschied im Alkaloidgehalt finden, und sah auch keine Verminderung im Alkaloidgehalt, als die Blätter drei Tage lang im Dunkeln verweilt hatten. Nach Kircher³⁾ aber kann man bei *Daturablättern* feststellen, daß die Alkaloide aus dem Mittelnerv nach Beseitigung der Laminarhälften nach einigen Tagen erheblich an Menge vermindert sind; sie können mithin nicht ganz aplastischer Natur sein. Eine besonders intensive Bewegung weisen die Cinchonaalkaloide im Stoffwechsel auf, wie den diesbezüglichen Untersuchungen Lotsy's⁴⁾ zu entnehmen ist. Nach diesen Ergebnissen (welche allerdings noch einer exakt-analy-

¹⁾ Clautriaux, Nat. et signific. des alcaloid végét., Bruxelles 1900.

²⁾ Feldhaus, Dissert., Marburg 1903.

³⁾ A. Kircher, Dissert., Marburg 1905.

⁴⁾ J. P. Lotsy, Mededeel. uit 's Lands Plantentuin, Batavia 1899.

tischen Bestätigung bedürfen) wären die Blätter entschieden die Hauptbildungsstätten der Alkaloide, und es würde ein regelmäßiges Abströmen der Basen aus ihren Bildungsorten in die Achsenteile anzunehmen sein. Wie schon erwähnt, ist der Chemismus der Entstehung von Pyridinbasen in der Pflanze noch wenig klar. Einen bemerkenswerten Beitrag zu dieser Frage hat jüngst Pictet¹⁾ geliefert, indem er darauf aufmerksam machte, daß es chemische Übergänge von methylierten Pyrrolderivaten zu Pyridinabkömmlingen gibt. Möglicherweise stehen die Pyrrolgruppen der Eiweißkörper daher in genetischer Beziehung zu den Pyridinobasen in der Pflanzenwelt.

Ätherische Öle und Harze.

Die in den idioblastären Sekretbehältern der Pflanzen gebildeten Stoffe gehören fast sämtlich zu den cyklischen Kohlenstoffverbindungen und besitzen physiologisch ausgesprochen aplastischen Charakter. Es ist hier kaum der Ort, auf die noch vielfach strittige Bildungsgeschichte der Sekretstoffe näher einzugehen, welche überdies in ihren wichtigsten Punkten bereits in meinem Handbuche eine Behandlung erfahren hat.²⁾ Die Begriffe „ätherisches Öl“, „Harz“ sind weder chemisch noch physiologisch hinreichend scharf bestimmt, um eine andere Bedeutung als die eines provisorischen allgemein verständlichen Sammelbegriffes beanspruchen zu können. Neben vielen aromatischen Säuren sind es insbesondere Angehörige der Terpenklasse, die zu den wichtigen und allgemein verbreiteten Sekretstoffen der Pflanze zählen. Wie diese als Derivate hydrierter Benzole aufzufassenden, sehr kohlenstoffreichen und sauerstoffarmen Verbindungen in der Zelle entstehen, wissen wir heute noch nicht. Möglich ist es, daß sie biochemisch mit den jedem Protoplasma eigenen phytosterinartigen Stoffen zusammenhängen; doch wird dieser Konnex wohl kaum einen Fingerzeig hinsichtlich der Terpenbildung zu liefern imstande sein. Mehr als problematisch ist jedenfalls der früher öfters vermutete chemische Zusammenhang zwischen Kohlenhydraten und Sekretstoffen.

Nach den Untersuchungen von Charabot, Hébert und Laloue³⁾, ferner von Roure-Bertrand fils⁴⁾ scheint es, als ob die reichlichste Produktion von Terpenen in den Laubblättern zur Zeit deren lebhaftester Assimilationstätigkeit stattfände. Auch dürfte diesen analytischen Arbeiten zufolge die Menge von Terpenalkoholen

¹⁾ A. Pictet, Archiv scienc. phys. nat. Genève, Vol. XIX p. 329 (1905).

²⁾ Zuletzt umfassend erörtert in Tschirch, Die Harze, 2. Aufl., Berlin 1906.

³⁾ Vgl. die Citate in Biochemie, Bd. II p. 636. — Ferner Charabot und Laloue, Compt. rend., Tom. CXLI p. 772 (1905); Tom. CXLII p. 798 (1906).

⁴⁾ Roure-Bertrand fils, Chem. Centr., 1906, Bd. II p. 533.

in den ersten Entwicklungsstadien am größten sein, während später die Estermenge ansteigt, bis zuletzt der Höchstgehalt an Aldehyden und Ketonen eintritt.

Besonderes physiologisches Interesse beanspruchen die nicht cyclischen, sog. aliphatischen Terpene, welche sicher nahe biochemische Beziehungen zu den Cycloterpenen haben. Diese weit verbreiteten Sekretstoffe könnten Vorstufen zur Cycloterpenbildung darstellen, wenn die Terpenbildung tatsächlich immer auf diesem einzigen Wege aus Verbindungen mit einfacher Kohlenstoffkette in der Pflanzenzelle erfolgt. Andererseits sind unleugbar chemische Beziehungen zwischen Cycloterpenen, Harzsubstanzen und phytosterinartigen Pflanzenstoffen vorhanden. Schon unter den Polyterpenen erinnern manche Stoffe, wie das Amyrin, in ihren Reaktionen an die Phytosterine. Eine der wichtigsten Harzsäuren, die Abietinsäure, bietet zweifellose Analogien zu den Terpenen und enthält vielleicht zwei retenartig verkettete Pinenkomplexe in ihrem Strukturbilde. Mit den Terpenen verwandt sind endlich auch die charakteristischen Stoffe, die man als Kautschuk, Guttapercha, Balata bezeichnet. Die Bedeutung dieser Substanzen im pflanzlichen Stoffwechsel erfährt jedoch durch alle diese wichtigen chemischen Feststellungen noch immer keine solche Beleuchtung, als daß man ihnen eine bestimmte Stelle im Baustoffwechsel anweisen könnte.

Die Enzyme.¹⁾

In Anbetracht der ungeheuren Bedeutung, welchen die enzymartig wirkenden Stoffe im chemischen Haushalte der Pflanze besitzen, scheint es derzeit bereits ganz unangemessen, dieselben, wie wir es hier im Anschlusse an Pfeffer's Handbuch tun, an den Schluß einer kurzen Würdigung der wichtigsten Pflanzenstoffe zu stellen. So unzureichend die chemische Natur der Enzyme bekannt ist, so sicher begründet ist heute die Erkenntnis, daß die Wirkungen dieser Substanzen die wichtigsten Agentien darstellen, deren sich die lebende Zelle im Betriebe ihrer Stoffmetamorphose bedient. Die Enzymwirkungen gehören ihrem ganzen Charakter nach in das Gebiet der Katalysen und sind kaum anders als Reaktionsbeschleunigungen aufzufassen. Kein charakteristisches Merkmal von Enzymwirkungen ist ein solches, daß es an nicht vitalen Katalysen nicht erscheinen

¹⁾ Wichtigste orientierende Spezialliteratur: W. Ostwald, Verhandl. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, Hamburg 1901, p. 185 (1902). — W. Bredig, Anorgan. Fermente (1901); Ergebnis d. Physiol., 1. Jahrg., Bd. 1 p. 134 (1902). — Duclaux, Traité de Microbiol., Tom II (1899). — R. Höber, Physikal. Chemie der Zelle (1902), p. 272. — J. R. Green, Die Enzyme (1901). — C. Oppenheimer, Die Fermente, 2. Aufl. (1904), und meine „Biochemie“, Bd. I p. 63 (1905).

könnte. Die Thermolabilität der Enzyme und ihrer Wirkungen hängt vor allem mit ihrem kolloidalen Charakter zusammen. Die Hemmung durch chemische Wirkungen wurde, seit Bredig die „Giftwirkung“ von Blausäure auf kolloidale Platinlösung näher studiert hatte, mehrfach bei nicht vitalen Katalysen ganz ähnlich wie bei Enzymen beobachtet. Sehr ausgeprägt ist bei den Enzymen die enge Begrenzung ihrer Wirkung auf einen oder mehrere nahestehende bestimmte Stoffe, doch ist auch dieser Zug den nicht vitalen Katalysen nicht gänzlich fremd. Diese Spezialisierung der Wirkung bringt es mit sich, daß die lebende Zelle regelmäßig eine größere Anzahl von Enzymen gleichzeitig bildet und in Tätigkeit hält.

Ihrem physiologischen Charakter nach zerfallen die Enzyme in solche, welche regelmäßig aus den enzymproduzierenden Zellen zur Ausscheidung gelangen: Sekretionsenzyme, und in solche, welche intracellulär wirken: Endoenzyme. Das proteolytische Enzym von *Drosera* ist ein typisches Sekretionsenzym. Die Invertase der Pilze wird in manchen Fällen sicher sezerniert wie bei Hefearten¹⁾, in anderen Fällen nur als Endoenzym produziert, wie es von *Monilia candida* bekannt ist. Hydrolytische Spaltungen durch Enzyme nehmen unter den zahlreichen bekannten Enzymreaktionen den hervorragendsten Platz ein. In diese Erscheinungsgruppe gehören alle die lange bekannten vitalen Abbauprozesse der zusammengesetzten Zucker und Kohlenhydrate, der Eiweißkörper, aber auch der Fette und Glykoside. Oxydationen durch Enzymwirkung, die man erst in neuerer Zeit besser kennen gelernt hat, sind vielleicht ein unentbehrlicher Faktor bei der Sauerstoffatmung. Enzymatische Reduktionen dürften im lebenden Organismus kaum fehlen. Die Enzymforschung der letzten Jahre hat uns endlich mit Kohlensäure abspaltenden und Ammoniak abspaltenden Enzymen bekannt gemacht. Manche enzymatisch beeinflussten Stoffwechselprozesse wie die Milchsäuregärung des Zuckers stehen aber chemisch noch isoliert da.

Die zuerst von van't Hoff aufgestellte theoretische Forderung, daß Katalysatoren die von ihnen beeinflusste Reaktion nicht nur in der einen Richtung, sondern nach beiden Richtungen des Verlaufes unter geeigneten Bedingungen beschleunigen, hat sich für die Enzyme bald bestätigt. Besonders für die auf Kohlenhydrate und Fette wirkenden Enzyme ist die Umkehrbarkeit der Wirkung mehrfach mit Bestimmtheit gezeigt worden, seit es A. Croft Hill²⁾ zuerst gelungen ist, durch Hefemaltase in konzentrierten Traubenzuckerlösungen Bildung von Maltose zu erzielen. In der Folge stellte Emmerling³⁾ Amygdalin durch Maltasewirkung aus Mandelsäurenitrilglykosid

¹⁾ Vgl. E. Pantanelli, *Annali di Botan.*, Vol. III p. 113 (1905).

²⁾ A. Croft Hill, *Journ. chem. soc.*, Vol. LXXIII p. 634 (1898).

³⁾ O. Emmerling, *Ber. deutsch. chem. Ges.*, Bd. XXXIV p. 3810 (1901).

und Traubenzucker dar; Kastle und Loevenhart, sowie Hanriot¹⁾ gewannen synthetische Glycerinester mit Hilfe von Lipase; Armstrong²⁾ glückte die enzymatische Synthese von Maltose und Isomaltose. So bildet die Konstatierung synthetischer Enzymwirkungen in der lebenden Zelle ein äußerst aussichtsvolles Gebiet der ernährungsphysiologischen Forschung.

Das Gebiet der Beschleunigung und Hemmung der Enzymwirkungen durch chemische Einflüsse erfuhr eine wesentliche Bereicherung durch die Erkenntnis, daß es in der lebenden Zelle thermolabile, schon in kleinster Quantität wirksame Stoffe gibt, welche spezifisch bestimmte Enzyme kräftig in ihrer Wirkung hemmen. Man hat diese Stoffe treffend als Antienzyme bezeichnet. Sie fehlen auch dem normalen Stoffwechsel der Tiere und Pflanzen nicht. Zuerst wurde ein pflanzliches Antienzym von mir³⁾ in geotropisch oder phototropisch gereizten Keimstengeln und Keimwurzeln nachgewiesen, wo es temporär während der Reizung auftritt. Es handelt sich hier um eine Antioxydase. Ob der die Pepsinwirkung hemmende Stoff aus Bakterien und Pilzen, von welchem Krasnogorski⁴⁾ berichtet, zu den Antienzymen zu rechnen ist, muß dahingestellt bleiben. So wie es enzymartige Hemmungsstoffe in der Zelle gibt, so dürften auch thermolabile begünstigend wirkende Stoffe („Zymoexzitatoren“) der lebenden Pflanzenzelle kaum fehlen. Die Tierphysiologie hat einen dieser als „Kinasen“ bezeichneten Stoffe bereits in der von der Duodenalschleimhaut produzierten Enterokinase, welche das proteolytische Pankreasenzym aktiviert, kennen gelernt.

In Hinblick auf diese Befunde erscheint es zweifelhaft, ob man in allen Fällen aus einer geringeren oder größeren Enzymwirkung schlechthin auf eine geringere oder größere Enzymmenge schließen darf. Es wären daher wohl auch die Untersuchungen über regulatorische Steigerung und Verminderung der Enzymproduktion noch einer kritischen Nachprüfung zu unterwerfen. Da die Antienzyme häufig leichter durch Hitze unwirksam werden als die von ihnen gehemmten Enzyme, so würde eine nach einer bestimmt graduierten Vorwärmung konstatierbare Wiederkehr der vollen Enzymwirkung in konkreten Fällen die Entscheidung ermöglichen, ob weniger Enzym produziert wurde, oder ob ein Antienzym den Ausfall im Effekt verschuldet hatte.

¹⁾ Hanriot, Compt. rend., Tom. CXXXII p. 212 (1901). — Kastle und Loevenhart, Amer. chem. Journ., Vol. XXIV p. 491 (1900).

²⁾ E. F. Armstrong, Chem. Centr., 1905, Bd. II p. 1806.

³⁾ Czapek, Bericht. botan. Ges., Bd. XX p. 464 (1902); Bd. XXI Heft 4 (1903). — Czapek u. Bertel, Jahrbüch. wissensch. Bot., Bd. XLIII Heft 3 (1906).

⁴⁾ N. J. Krasnogorski, Biochem. Centr., Bd. V Nr. 1178 (1906).

Aus einer Reihe pflanzlicher Materialien gelang es, Stoffe zu gewinnen, die durch geringe chemische Einwirkungen kräftig wirksame Enzyme liefern. Man nennt diese übrigens noch recht problematischen Substanzen „Proenzyme“ oder „Zymogene“. ¹⁾ Indem wir bezüglich der bisherigen physikochemischen Erfahrungen über die Geschwindigkeit von Enzymreaktionen über den Einfluß von Temperatur, Licht etc. auf Enzymwirkungen auf die früher gegebene Darstellung verweisen ²⁾, mögen noch einige kurze Bemerkungen über die einzelnen pflanzlichen Enzyme angeschlossen werden. Zum Nachweise der Enzyme genügt es nach dem heutigen Stande der Biochemie völlig, die betreffende Wirkung an den möglichst fein zerkleinerten Pflanzenorganen, die unter aseptischen Kautelen (Zusatz von Chloroform oder Toluol) gehalten werden, sicher zu stellen. Eventuell wird die Enzymwirkung auch im ausgepreßten Gewebesafte festgestellt, wie es E. Buchner ³⁾ zuerst für das alkoholbildende Enzym der Hefe ausgeführt hat; es gelingt in vielen Fällen selbst im zellfreien Filtrate nach Durchpressen des Saftes durch ein Chamberlandfilter die enzymatische Wirkung zu erhalten. Wo es nicht gelingt, einen zellfreien Organpreßsaft zu erhalten, bedient man sich mit Vorteil der durch Buchner und Albert ⁴⁾ ausgebildeten Methode, das lebende Material rasch durch Äther oder Aceton zu töten und sodann vorsichtig zu trocknen. In solchen Dauerpräparaten konserviert sich z. B. das Alkoholenzym der Hefe in trefflicher Weise. Jedenfalls hat man es kaum mehr nötig, den strikten Nachweis von Enzymen von einem komplizierten chemischen Darstellungsverfahren abhängen zu lassen, um so weniger, als viele Enzyme die hierbei nötigen Reinigungsprozesse nur schlecht oder gar nicht vertragen.

Besonders die Diastaseforschung der letzten Jahre hat aber gezeigt, daß allen diesen neueren Methoden noch verschiedene Mängel anhaften. Einmal verzichtet man mit dem Aufgeben der Enzymabtrennung auf eine sichere Scheidung der Einzelenzyme. Es ist daher für die Amylase oder Diastase noch immer unsicher, ob dieses Enzym einen Komplex mehrerer, mindestens zweier, Enzyme darstellt, oder ob wir an der Ansicht von der einheitlichen Natur der Diastase festhalten sollen. Zum anderen läuft man natürlich Gefahr, Enzym-

¹⁾ Protrypsin: S. H. Vines, Ann. of Bot., Vol. XI (1897). — S. Frankfurt, Landw. Versuchsst., Bd. XLVII 47 p. 449 (1897). — Proinulase: Green, Ann. of Bot., Vol. VII p. 121 (1893). — Proinvertase: Pantanelli, Rend. Accad. Linc. Roma, Vol. 15, I, 20. Mai 1906.

²⁾ Biochemie, I p. 69 ff.

³⁾ E. Buchner, Ber. chem. Ges., Bd. XXX p. 117 u. 1110 (1897). Die Zymasegärung (1903).

⁴⁾ Albert, Ber. chem. Ges., Bd. XXXIII p. 3775 (1900); Centr. Bakteriöl., 2. Abt., Bd. VII p. 737 (1901).

wirkungen im Autolysengemisch dadurch zu übersehen, daß gleichzeitig hemmende Substanzen in unbekannter Menge gegenwärtig sind.

Daß die auf Reservecellulosen wirksamen Enzyme von Samen und Pilzen, die „Cytasen“ von der Amylase verschieden sind, dürfte bereits ziemlich sicher stehen, wenn auch in den einschlägigen Studien, z. B. jenen von Newcombe¹⁾ noch keine absolute Sonderung der amylytischen und cytolytischen Wirkungen erreicht werden konnte. Für die übrigen Kohlenhydratenzyme haben namentlich die Pilze ein treffliches Arbeitsmaterial geliefert. Durch die betreffenden Studien, die in meinem Handbuch ausführlich referiert wurden, wurde u. a. der bestimmte Nachweis erbracht, daß die auf Maltose, Rohrzucker und Trehalose wirksamen Enzyme der Pilzzelle different sind. Ebenso scheinen die auf Stärke, Glykogen und Inulin wirksamen Pilzenzyme nicht gleich zu sein. Die Enzyme der Alkoholgärung und Milchsäuregärung finden ihre Besprechung in dem Abschnitte über die Gärungen.

Fettsplattende Enzyme oder Lipasen spielen nach neueren Erfahrungen, die an dem angeführten Orte (Bd. I p. 129) ausführlich behandelt sind, bei der Fettresorption in keimenden Samen, sowie bei der Aufnahme von Fett durch Bakterien und Pilze keine unbedeutende Rolle. Nicht festgestellt ist, welche Lipasen auch auf Lecithine spaltend wirksam sind, und ob überhaupt Lipasen im Lecithinstoffwechsel tätig sind.

Eine große Reihe von Fragen steht endlich auch auf dem Gebiete der proteolytischen Enzyme noch offen. Während das Magenpepsin (aus Magensaft) nach kritischen Studien der jüngsten Zeit die genuinen Eiweißstoffe nur bis zu Peptonen abbaut und hierbei höchstens Spuren von Tyrosin liefert, entstehen unter der Wirkung proteolytischer Pflanzenenzyme soweit bekannt stets rasch und reichlich Tyrosin, Leucin, Tryptophan u. a. Aminosäuren. Man kann deswegen von Pflanzenpepsin nicht sprechen, wenngleich viele pflanzliche Proteasen am besten in schwach saurer Lösung, gleich dem Magenpepsin, arbeiten. Das von Cohnheim entdeckte Erepsin, welches nur Albumosen hydrolysiert, nicht aber auf genuine Proteinstoffe wirkt, dürfte nach den Erfahrungen von Vines²⁾ auch in der Pflanzenzelle oft gebildet werden und begleitet Enzyme vom Typus des Trypsins. Es ist jedoch bezüglich der tryptischen Enzyme zu bemerken, daß es nicht ausgeschlossen ist, daß man unter Trypsin eine Gruppe verschiedener Enzyme vereinigt, welche durch geeignete Mittel noch zu unterscheiden wären. Hierbei wird die Wirksamkeit der einzelnen Trypsinpräparate auf die verschiedenen Polypeptide

¹⁾ F. Newcombe, Bot. Centr., Bd. LXXIII p. 105 (1898); Ann. of Bot., Vol. XIII p. 49 (1899).

²⁾ S. H. Vines, Ann. of Bot., Vol. XVIII p. 289 (1904); Vol. XIX p. 171. (1905).

voraussichtlich Wichtigkeit erlangen. Gänzlich unbekannt ist uns derzeit die Bedeutung der sog. pflanzlichen Labenzyme, welche die Eigenschaft haben, Milchkasein sowie das Enzym des Labmagens, unter Abscheidung unlöslichen Parakaseinkalkes zu zersetzen.

Bisher ist noch kein Pflanzenstoff gefunden worden, welcher durch die pflanzlichen Labenzyme oder Chymasen verändert wird.

Vielleicht werden endlich auch in der Pflanze verschiedene Gerinnungsprozesse durch Enzyme beeinflusst, wie wir dies von der Blutgerinnung wissen. Ein solcher Fall wäre bei der Bildung des Klebers möglich. Für die Pektingerinnung und die Abscheidung der Stärke aus ihrer kolloidalen Lösung ist die Mitwirkung von Enzymen bereits wahrscheinlich gemacht (Pektase und Amylokoagulase).¹⁾

Die Cytotoxine.

Als pflanzliche Cytotoxine faßt man thermolabile Stoffe von toxischem Charakter zusammen, welche sämtlich die Eigentümlichkeit zeigen, in dem Blutserum von Tieren, nach Einführung in den Kreislauf die Bildung sog. „Antistoffe“ zu veranlassen. Diese Antistoffe machen in streng spezifischer Weise das Cytotoxin ungiftig, so daß eine Injektion des Toxin-Antitoxingemisches wirkungslos bleibt. Die größte Rolle spielen Cytotoxine im Leben parasitischer Spaltpilze, wo das Bakteriotoxin bei Erzeugung der Symptome der betreffenden Infektionskrankheit ebenso sehr beteiligt ist, wie das spezifische Antitoxin beim Zustandekommen von Immunität. Den höheren Pflanzen fehlen jedoch cytotoxinartige Stoffe durchaus nicht ganz. Toxine dürften z. B. an der Giftwirkung von *Amanita phalloides* und *Amanita muscaria* beteiligt sein, und von Toxinen bei Phanerogamen kennt man wenigstens das Abrin der Samen von *Abrus precatorius*, sowie das Ricin der Ricinussamen genauer. Auch *Jatropha Curcas* L. und *Croton Eluteria* sind toxinhaltig. Selbst im Pollen der Gräser dürften Toxine vorkommen, da es scheint, als ob das „Heufieber“ durch Blütenstaubinhalationen hervorgerufen wird. Näheres über Einzelbefunde bezüglich der Toxine höherer Pflanzen wolle in „Biochemie“, Bd. I p. 90 eingesehen werden. Eine große Anzahl von Cytotoxinen wird wegen ihrer intensiven Wirkung auf die Erythrocyten des Säugetierblutes als „Hämolsine“ bezeichnet. Bei anderen Toxinen tritt die Fähigkeit hervor, klumpiges Zusammenballen suspendierter Zellen zu veranlassen, und man hat dieselben als „Agglutinine“ zusammengefaßt. Übrigens schließen sich hämolytische und agglutinierende Wirkung nicht aus und treten nur in verschiedenen Fällen quantitativ verschieden nebeneinander auf.

¹⁾ Vgl. Biochemie, Bd. I p. 549 und 359.

Den hauptsächlich von medizinischer Seite gelieferten Zusammenstellungen¹⁾ ist zu entnehmen, wie man bemüht war, durch Hypothesen den recht verwickelten Zusammenhang zwischen Toxinen und Immunkörpern sich plausibel zu machen, was vor allem in der berühmt gewordenen „Seitenkettentheorie“ Ehrlich's durch die Annahme von Atomgruppierungen verschiedener physiologischer Wirksamkeit im Molekül der Toxine und Antistoffe geschehen ist. Einen beachtenswerten Fortschritt in der Auffassung der chemischen Vorgänge bei der gegenseitigen Bindung von Toxin und Antitoxin haben Arrhenius und Madsen²⁾ dadurch erzielt, daß sie die Ähnlichkeit dieser Erscheinungen mit der Absättigung einer nicht zu schwachen Base, wie Ammoniak, durch eine schwache Säure, wie Borsäure, hervorhoben. Doch sind die Schwierigkeiten auf jenem Gebiete auch unter Zugrundelegung solcher Vergleiche noch nicht überwunden.

Kapitel VIII.

Atmung und Gärung.

Unter den Prozessen der Atmung und Gärung faßt man allgemein ausschließlich solche Stoffwechselvorgänge zusammen, welche im Dienste der Energiebeschaffung zur Unterhaltung des Lebens stehen, und nimmt nicht darauf Rücksicht, daß chemisch äußerst heterogene Erscheinungen hierbei aneinander gereiht werden. Dieses Vorgehen ist vom physiologischen Standpunkte aus durchaus zu billigen, wenn man auch dabei den Begriff Atmung oder Respiration wesentlich anders auffaßt, als es in früheren Zeiten geschah. Historisch ist der Begriff „Respiration“ an vitale Verbrennungsprozesse, vor allem an die Sauerstoffatmung geknüpft, und es fehlt auch heute nicht an namhaften Physiologen, welche „Atmung“ von den Spaltungsvorgängen und Gärung abtrennen.³⁾ Sind auch derartige Trennungen z. B. im Sinne biochemischer Darlegungen durchaus berechtigt, so ist es in einer physiologischen Darstellung der pflanzlichen Ernährung entschieden richtiger, im Sinne Pfeffer's Atmungs- und Gärungsprozesse gemeinsam zu behandeln. Dabei ist es vielleicht nicht notwendig, der historischen Wandlung des Respirationsbegriffes soweit

¹⁾ Vgl. z. B. Paul Th. Müller, Vorlesungen über Infektion u. Immunität, Jena 1904. — C. Oppenheimer, Toxine u. Antitoxine, Jena 1904.

²⁾ Vgl. Biochemie, Bd. I p. 88.

³⁾ Vgl. J. Reinke, Einleit. i. d. theoret. Biologie (1901) p. 277 u. 288.

Rechnung zu tragen, daß man mit Barnes¹⁾ den Ausdruck „Respiration“ gänzlich vermeidet und von „Energesis“ spricht.

Die Sauerstoffatmung.

Die meisten Tiere und Pflanzen sind bekanntlich angepaßt an eine Energiegewinnung aus geeigneten Kohlenstoffverbindungen, welche unter Beteiligung des Luftsauerstoffes in der lebenden Zelle dem oxydativen Zerfalle unterliegen. Bei diesen aeroben oder besser aerophilen Lebewesen ist die Sauerstoffatmung mit dem Fortbestande des Lebens so innig verknüpft, daß auch im scheinbaren Vegetationsstillstande der Sauerstoffkonsum nicht ganz erlischt. Die älteren Erfahrungen wurden durch Kolkwitz²⁾ in bemerkenswerter Weise durch den Nachweis ergänzt, daß selbst ruhende Gerstenfrüchte (die 10—11 Proz. Wasser enthalten), meßbare CO₂-Mengen produzieren. Mit steigendem Wassergehalte nimmt die Atmung rapid zu, so daß 1 kg Gerste von 33 Proz. Wassergehalt schon 2 g CO₂ in 24 Stunden erzeugt. Während der Vegetationsruhe von Holzgewächsen ist sogar nach Simon³⁾ das Absinken der Atmungsstätigkeit gegenüber der Zeit lebhaftester Kambialtätigkeit relativ gering, so daß nur etwa 25—33 Proz. der sommerlichen Kohlensäureproduktion während der Winterruhe ausfallen. Die tiefste Senkung scheint eben vor dem Beginn der Wiederaufnahme der Kambialtätigkeit zu liegen. Hinreichend scharfe Untersuchungsmethoden dürften voraussichtlich auch bei völlig ausgetrockneten Flechten und Moosen noch einen Atmungs-gaswechsel in Spuren aufzufinden gestatten, der ebenso wie bei ruhenden Samen schon durch geringe Wasserzufuhr eine rapide Steigerung erfährt. Wenn nach Becquerel⁴⁾ durch die trockenen Zellmembranen der Testa trockene Luft oder CO₂ nicht wahrnehmbar diffundiert, so dürfte dies nur für eine enger begrenzte Versuchsdauer Geltung besitzen, und es wird sich innerhalb längerer Zeiträume immerhin auch da eine geringe Permeabilität für Gase konstatieren lassen.

Länger dauernde Beobachtungen über den Atmungs-gaswechsel pflanzlicher Organe sind durchaus nicht leicht von schweren Fehlerquellen freizuhalten, und es sind wohl die meisten älteren Untersuchungen mit großer Reserve zu verwerten, da die Verhältnisse der Retention abgegebener Gase in den Geweben, sowie die Ansiedlung

¹⁾ Ch. R. Barnes, The Theory of Respiration 1904 (Bot. Soc. of America Publ. 26).

²⁾ Kolkwitz, Ber. bot. Ges., Bd. XIX p. 285 (1901). — Für *Avena Ol. Q. v. am.*, Biochem. Centr., Bd. II p. 442 (1904).

³⁾ S. Simon, Jahrb. wissensch. Botan., Bd. XLIII p. 35 (1906).

⁴⁾ P. Becquerel, Compt. rend., Tom. CXXXVIII p. 1347 (1904).

von Bakterien kaum genügend beachtet wurden. Unstreitige methodische Fortschritte erzielte in neuester Zeit Polowczow¹⁾ hinsichtlich Fernhaltens von Mikroben und der Bestimmung kleiner Gas-mengen in relativ kurzer Zeit. Doch sind noch nicht alle wünschenswerten Vervollkommnungen hier erreicht.

Eine größere Zahl neuerer Experimentaluntersuchungen betrifft die spezifischen quantitativen Verhältnisse des Atmungsgaswechsels verschiedener Pflanzenorgane. Nach Burlakow²⁾ atmet der Embryo des Weizenkorns im Keimungsbeginn etwa 20 mal so intensiv als das Endosperm. Für die Atmung der Zuckerrübe lieferte Strohmer³⁾ neue Angaben. Maige⁴⁾ fand bei Untersuchung der Atmung von Blüten, daß während der Blütenentwicklung die Kohlensäureabgabe, auf das Frischgewicht bezogen, meist zunimmt. Die Sauerstoffatmung chlorophyllgrüner Algen fand in den Studien von Palladin und Petraschewsky⁵⁾ bei *Chlorothecium saccharophilum* eine weitere Bearbeitung. Für die Kenntnis der Kohlensäureproduktion in der Atmung einzelliger Organismen sind die Arbeiten von Barratt⁶⁾ interessant, die methodisch durch Pütter⁷⁾ und Thunberg⁸⁾ eine Erweiterung erfahren haben.

Wie bekannt wird die Sauerstoffatmung durch den Einfluß äußerer Faktoren in hohem Maße quantitativ geändert. Hierbei sind aber auch anderweitige Regulationen des Stoffwechsels mit zu berücksichtigen, wie insbesondere die Erfahrungen über die Wirkung starker Herabsetzung der Sauerstoffzufuhr bei typischen Aerophilen deutlich gezeigt haben. Nicht selten wird nämlich Sauerstoffentziehung in unerwartetem Maße ertragen. So zeigten Kühne's⁹⁾ Versuche an *Nitella* Fortdauer der Plasmaströmung im sauerstofffreien Raume. Durch Nabokich¹⁰⁾ wurde demonstriert, wie auch phanerogame Keimlinge in möglichst sauerstofffrei hergestellter Atmosphäre noch Wachstum aufweisen. Offenbar müssen in allen diesen Fällen selbstregulatorisch Ersatzvorgänge in gewissem Grade herangezogen werden, wenn die Beschaffung von Betriebsenergie aus der Sauerstoffveratmung

¹⁾ Polowczow, Mém. Acad. Imp. Pétersbourg, Ser. 8 Tom. XII p. 1 (1902).

²⁾ Burlakow, Arbeit. Naturforsch. Gesellsch. Charkow, 1897, Beilage p. 1.

³⁾ F. Strohmer, Österr. Zeitschr. Zuckerindustrie, Bd. XXXI p. 933; Bd. XXXII p. 1 (1903).

⁴⁾ Maige, Compt. rend., Tom. CXLII p. 104 (1906).

⁵⁾ Palladin, Centr. Bakter., Abt. II Bd. XI p. 146 (1903). — L. Petraschewsky, Ber. bot. Ges., Bd. XXII p. 323 (1904).

⁶⁾ J. O. W. Barratt, Verworn's Zeitschr. allg. Physiol., Bd. V p. 66 (1905).

⁷⁾ Pütter, *ibid.*, p. 567.

⁸⁾ J. Thunberg, Skandin. Arch. Physiol., Bd. XVII p. 74 (1906).

⁹⁾ Kühne, Zeitschr. Biolog., Bd. XXXV p. 43 (1897).

¹⁰⁾ A. J. Nabokich, Journ. exper. Landwirtsch., 1900, Heft 6; 1901 Heft 4; Ber. bot. Ges., 1901, Heft 4; Beiheft. bot. Centr., Bd. XIII p. 272 (1903).

auf Hindernisse stößt. Reis keimt nach Takahashi¹⁾ gleichfalls noch unter Luftabschluß. Für die aeroben Bakterien bestimmte Porodko²⁾ das spezifisch verschiedene Minimum des Sauerstoffbedarfes. Es liegen diese Werte sehr tief, wahrscheinlich innerhalb jener Grenzen, die bereits Wachstum von Obligataanaeroben gestatten. Höher wurde das Sauerstoffminimum für Schimmelpilze gefunden. Nach Porodko ist ferner das Intervall zwischen Sauerstoffminimum und Sauerstoffmaximum für die einzelnen Mikrobenformen verschieden, so daß nicht immer einem tiefen Minimum auch ein niedriges Maximum korrespondieren muß. Andererseits sind Sauerstoffmaximum und obere Grenze des Optimum voneinander unabhängig. Die Wirkung höherer Sauerstoffspannung auf Protisten wurde durch Pütter³⁾ erläutert. Bei Früchten ändert sich nach Gerber⁴⁾ bei Erhöhung der äußeren Sauerstoffpartiärpressung das Verhältnis der abgegebenen CO_2 zum aufgenommenen Sauerstoff im Sinne einer Verkleinerung dieses Quotienten, d. h. es wird mehr Sauerstoff konsumiert als sonst.

Die Relation $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ ändert sich übrigens auch mit der gebotenen Temperatur (Puriewitsch).⁵⁾ Quantitativ wird die Atmungsintensität ferner gesteigert durch kurzdauerndes Erwärmen (Zaleski)⁶⁾, so daß wir Temperaturschwankungen gleichfalls zu den Einflüssen rechnen müssen, welche die Atmungsenergie alterieren.

Die ziemlich verwickelten Beziehungen der Atmungsintensität zur gebotenen Lichteinwirkung werden auch durch die neuesten Arbeiten nicht hinreichend aufgeklärt. So konnte Kolkwitz⁷⁾ trotz sehr vervollkommneter Untersuchungsmethodik wichtige Fehlerquellen, wie den Einfluß des eintretenden Nahrungsmangels noch nicht eliminieren. Nach Maximow⁸⁾ hat das Licht auf die Atmungsgröße gut genährter junger Pilzkulturen keinen Einfluß, während grelle Beleuchtung bei älteren, schlechter ernährten Kulturen Stimulation der Atmung hervorruft.

Wichtig ist der Einfluß von Traumen auf die Atmungsenergie. Schon durch mechanischen Druck vermag man die Atmungsenergie keimender Samen zu hemmen (Lewin).⁹⁾ Zerschneiden der Organe in Stücke steigert hingegen die Energie der Sauerstoffatmung.

¹⁾ J. Takahashi, Bull. Agricult. Coll. Tokyo, Vol. VI p. 439 (1905).

²⁾ Th. Porodko, Jahrb. wissensch. Bot., Bd. XLI p. 52 (1905). — Ferner M. Wund, Dissert., Marburg 1906.

³⁾ A. Pütter, Zeitschr. allg. Physiol., Bd. III p. 363 (1903).

⁴⁾ Gerber, Compt. rend. soc. biol., Vol. LV p. 267 (1903).

⁵⁾ K. Puriewitsch, Annal. scienc. nat., Ser. 8 Tom. I p. 1 (1905).

⁶⁾ W. Zaleski, Ref. i. Botan. Centr., Bd. XCV p. 251 (1904).

⁷⁾ Kolkwitz, Jahrbüch. wissensch. Bot., Bd. XXXIII p. 128 (1899).

⁸⁾ N. A. Maximow, Centr. Bakteriöl., Abt. II Bd. IX p. 193 (1902).

⁹⁾ M. Lewin, Ber. botan. Ges., Bd. XXIII p. 100 (1905)

Kolkwitz¹⁾ fand bei grobgeschroteter Gerste diese Erscheinung ebenso wie Zaleski²⁾ bei zerschnittenen Zwiebeln von *Allium Cepa* und Doroféjew³⁾ bei zerschnittenen Laubblättern. Höhere Temperatur steigert diese traumatische Wirkung auf die Atmung (Tscherniajew).⁴⁾ Ganz analoge Ergebnisse zeigten auch die entsprechenden Untersuchungen an Schimmelpilzen durch Kosinski.⁵⁾ Bei Knollen kann man sofort nach der Verletzung eine bedeutende Steigerung des respiratorischen Quotienten feststellen, welche wahrscheinlich daher rührt, daß mit der Vergrößerung der freien Oberfläche eine bedeutende Menge der in den Geweben angesammelten CO₂ zur Abscheidung gelangt (Maximow).⁶⁾ Die Quantität der „Atmungsenzyme“ (vgl. weiter unten) ist nach Verletzungen nach Krasnosselsky⁷⁾ erhöht.

Von bedeutendem Interesse ist endlich der Einfluß chemischer Reizwirkungen auf die Sauerstoffatmung. Die bereits früher mehrfach hervorgehobene stimulierende Wirkung schwacher Narkose (Chloroform, Äther) auf die Atmung wird durch neuere Arbeiten bestätigt (Morkowine⁸⁾, Gerber⁹⁾). In Berücksichtigung der Zeitdauer der Narkose fand Zaleski (l. c.), daß nur kurze Ätherisierung die Atmungsgröße erhöht, längere Narkose aber immer herabsetzend wirkt. Eine Stimulation der Sauerstoffatmung von *Elodea* und *Myriophyllum* durch verschiedene Stoffe fand Jacobi¹⁰⁾ sowie auch Morkowine¹¹⁾ für die Wirkung von Alkaloiden auf die Atmung von Rübenwurzeln. Mit Recht hat Nabokich¹²⁾ betont, daß die Sterilisation von Samen mit Brom, Sublimat usw. bei Atmungsversuchen unbeabsichtigte Stimulationen hervorrufen kann. Die Atmungssteigerung durch chemische Reize bei Schimmelpilzen hat Kosinski (l. c.) näher geprüft. Loeb's¹³⁾ Bemerkung, daß sehr verdünnte Alkalien allgemein die Oxydationen in den Geweben beschleunigen, dürfte zu den in Rede stehenden stimulierenden Wirkungen kaum einen Bezug haben.

¹⁾ Kolkwitz, Ber. botan. Ges., Bd. XIX p. 285 (1901).

²⁾ W. Zaleski, Ber. botan. Ges., Bd. XIX p. 331 (1901).

³⁾ N. Doroféjew, Ebenda, Bd. XX p. 396 (1902).

⁴⁾ E. Tscherniajew, Ebenda, Bd. XXIII p. 207 (1905).

⁵⁾ J. Kosinski, Jahrbüch. wissensch. Botan., Bd. XXXVII p. 156 (1901).

⁶⁾ N. A. Maximow, Ber. botan. Ges., Bd. XXI p. 252 (1903).

⁷⁾ T. Krasnosselsky, Ebenda, Bd. XXIII p. 142 (1905).

⁸⁾ Morkowine, Rev. gén. Botan., Vol. XI p. 289 (1899).

⁹⁾ C. Gerber, Compt. rend. soc. biol., 1902, p. 1497.

¹⁰⁾ Jacobi, Flora, Bd. LXXXVI p. 289 (1899).

¹¹⁾ Morkowine, Rev. gén. Bot., Vol. XI p. 341 (1899); Vol. XIII p. 109 (1901).

¹²⁾ Nabokich, Ber. bot. Gesellsch., Bd. XXI p. 279 (1903). — Anderweitige kritische Bemerkungen bei E. B. Copeland, Botan. Gaz., Vol. XXXV p. 82 (1903).

¹³⁾ J. Loeb, Pflüg. Arch., Bd. LXXIII p. 422 (1898).

Kosinski (l. c.) hat ferner gezeigt, wie *Aspergillus niger* auf den Eintritt des Hungerzustandes in erschöpfter Nährlösung mit Sinken der Atmungsintensität reagiert. Gibt man dem Pilze frische Nährlösung, so erhebt sich die Atmung wieder auf die frühere Höhe. Da der Organismus im Inanitionszustande auf Kosten seiner Körpersubstanzen die Atmung weiter unterhalten muß, und somit sein Atmungsmaterial ändert, so ist es verständlich, daß auch der Wert des respiratorischen Quotienten im Hungerzustande sich ändert; er wird bei *Aspergillus* geringer als normal. Auch plötzliche Konzentrationschwankungen ändern die Atmungsintensität von Schimmelpilzen. Konzentrationssteigerung der Nährlösung schwächt die Atmungsenergie, Konzentrationsverminderung aber steigert sie (Kosinski l. c.: Palladin und Kowleff.¹⁾ Nach Krzemieniewsky²⁾ kann man bei *Rhaphanuskeimlingen*, welche bereits die Mineralstoffe ihres Nährgewebes aufgebraucht haben, durch Zufuhr von Kali und Salpetersäure die Atmungsintensität steigern. Der respiratorische Quotient bleibt hierbei ungeändert. Hingegen fand Puriewitsch³⁾ für *Aspergillus*, daß bei Verarbeitung von Zucker oder Weinsäure die Konzentration der Nährlösung einen Einfluß auf das Verhältnis der produzierten Kohlensäure zum verbrauchten Sauerstoff äußert. Über Veratmung organischer Säuren sind auch die Angaben von Gerber⁴⁾ für Früchte zu vergleichen. Die Änderung der Relation $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ mit der Qualität der Nahrung wurde endlich noch für die Heferassen durch Wosnessensky und Elisseeff⁵⁾ erläutert.

Abgesehen von den regelmäßigen Produkten der Sauerstoffatmung: Kohlensäure und Wasser, werden möglicherweise doch noch hier und da kleine Mengen flüchtiger organischer Stoffe in der Sauerstoffatmung als Endprodukte erzeugt. Wenigstens soll nach Knoch⁶⁾ von den Anhängseln der *Victoria regia*-Blüte eine fruchtätherartig riechende Substanz ausgeschieden werden, welche nur bei gleichzeitig stattfindender Sauerstoffatmung nachgewiesen werden konnte.

Die anaerobe Atmung.

Als „anaerobe Atmung“ stellen wir der Veratmung des freien Luftsauerstoffes alle jene Vorgänge in der lebenden Zelle entgegen,

¹⁾ Palladin u. Kowleff, Rev. gén. Bot., Bd. XIV p. 497 (1902).

²⁾ S. Krzemieniewsky, Bullet. Acad. Cracovie, Mars (1902).

³⁾ K. Puriewitsch, Ber. botan. Ges., Bd. XVI p. 290 (1898).

⁴⁾ C. Gerber, Compt. rend., Tom. CXXIV p. 162 (1897); Compt. rend. Assoc. française avancem. scienc. Congrès de Nantes 1898.

⁵⁾ E. Wosnessensky u. E. Elisseeff, Centr. Bakt., Abt. II Bd. X p. 629 (1903).

⁶⁾ E. Knoch, Bibliotheca botanica, 1897; Untersuch. üb. d. Morph. u. Phys. d. *Victoria regia*, p. 38.

welche Gewinnung von Betriebsenergie ohne Beteiligung des Luft-sauerstoffes zum Ziele haben. Es handelt sich um Reduktions- und Spaltungsprozesse differenter Art, die ebenso wie die Sauerstoffatmung durch sehr verschiedene Materialien unterhalten werden können.

Zur anaeroben Atmung dürften wohl mehr oder weniger alle pflanzlichen Organismen befähigt sein. Doch ist es derzeit noch unbekannt, wie weit die Bedeutung dieser Energiebeschaffung bei den aerophilen Organismen unter normalen Lebensbedingungen geht. Sicherlich stehen sich aber die sauerstoffliebenden höheren Gewächse und die sauerstofffeindlichen Mikrobenformen in ihrem Stoffwechsel nicht als prinzipielle Gegensätze gegenüber, sondern bilden beide nur extreme Anpassungsformen an die entsprechende Energiebeschaffung. Sehr anschaulich ist zur richtigen Beurteilung dieser Verhältnisse die „fakultative Anaerobie“ vieler Bakterien und Pilze, welche gewiß auch beim ferneren Eindringen in die Kenntnis von den Atmungsvorgängen der Physiologie erhebliche Dienste leisten wird. Wahrscheinlich wird es aber auch gelingen die ausgeprägt aerophoben Spaltpilze in ihrem Verhalten zum Sauerstoffe besser zu verstehen, wenn man bedenkt, daß eine Wachstumshemmung durch eine gewisse Sauerstoffkonzentration bloß durch einen zu raschen Übergang bedingt sein kann, und dieselbe Sauerstoffmenge möglicherweise anstandslos ertragen wird, wenn man die Bakterien langsam akklimatisiert. Die experimentellen Erfahrungen von Willimski¹⁾ über die Gewöhnung aerober Bakterien an anaerobes Leben werden sich wohl nach dieser Richtung noch ausdehnen lassen, und man wird gerade auf diesem Wege einen besseren Einblick in viele anaerobe Stoffwechselvorgänge gewinnen können.

Zu den bekannten Vorlesungsversuchen zur Demonstration des anaeroben Lebens von Bakterien sei als einfacher praktischer Behelf die Anwendung einer Lintner'schen Druckflasche empfohlen. Dieselbe wird mit Rohrzuckerpeptonnährlösung bis zum oberen Rande des Halses gefüllt, mit Bakterien von Leguminosensamenschale oder Erde geimpft, und nach Zufügen von etwas Indigkarmin als Sauerstoffreagens verschlossen im Brutschrank aufgestellt. Schon nach 2—3 Tagen ist die blaue Lösung völlig entfärbt und dicht getrübt. Nach Entleerung des Inhaltes in eine Porzellanschale demonstriert man durch den sofortigen Eintritt der Bläuung, daß keine nachweisbare Sauerstoffquantität im Flascheninhalte übrig gelassen war, und kann auch beim Öffnen der Flasche den hohen Druck der entwickelten Gase leicht vor Augen führen.

Viele anaerobe Atmungsprozesse sind in ihrem Wesen Reduktionsvorgänge und laufen darauf hinaus, daß geeigneten Verbindungen Sauerstoff entzogen wird und andere Stoffe oxydative Änderungen er-

¹⁾ W. Willimski, Arch. f. Hygiene, Bd. LIV Heft 4 (1905).

leiden. Selbst anorganische Substanzen können in dieser Weise durch Bakterien umgesetzt werden, wie die Arbeiten von Saltet¹⁾ und van Delden²⁾ aus Beijerinck's Laboratorium für die Sulfat-reduzierenden Mikroben der holländischen Wadden lehren. Dieselbe Befähigung ist auch noch den Pilzen eigen z. B. der Hefe, und man kann daran denken, daß auch die vitale Reduktion der Sulfate in höheren Pflanzen, die gegenwärtig nichts mehr mit Energiebeschaffung und Atmung zu tun hat, phylogenetisch mit diesen bakteriellen Prozessen zusammenhängt. Die Nitratreduktion dürfte aber selbst bei den Bakterien kaum in den Bereich der anaeroben Atmungsprozesse gehören. Die vitale Reduktion von Kohlenstoffverbindungen kann man bei Bakterien in bekannter schöner Weise durch Zufügen von Farbstoffen demonstrieren, welche bei Reduktion in farblose Verbindungen übergehen. Von Interesse ist die Erfahrung von Cathcart und Hahn³⁾, daß die Reduktion von Methylenblau noch durch die Acetondauerpräparate der betreffenden Bakterien ausführbar ist, daß sich somit dieses Reduktionsphänomen von den Lebenserscheinungen trennen läßt. Es gibt dies ein Recht zu der Annahme, daß reduzierende Enzyme der Bakterienzelle bei der Methylenblauentfärbung beteiligt sind. Näheres über die anaerobe Veratmung von Kohlenstoffverbindungen, sowie über die hierbei gebildeten Stoffwechselprodukte, unter denen außer Kohlensäure häufig sauerstoffarme organische Verbindungen wie Buttersäure, Butylalkohol, und gewöhnlich Wasserstoff zu finden sind, wolle in meiner „Biochemie“ (Bd. II p. 489 ff.) nachgesehen werden. Zucker spielt in der anaeroben Energiebeschaffung entschieden die Hauptrolle, doch war es ein früher häufig begangener theoretischer Fehler über der Bedeutung des Zuckers als Material der anaeroben Atmung die anaerobe Verarbeitung anderer Substanzen zu vergessen. Von großem theoretischen Interesse ist die anaerobe Verarbeitung von ameisen-saurem Kalk durch *Bacterium formicicum*, welche neuerdings durch Omelianski⁴⁾ eingehend studiert worden ist. Da hierbei als Hauptprodukte Calciumkarbonat und Wasserstoff entstehen, muß man annehmen, daß es sich um eine Reduktion von Wasser und eine Oxydation der Ameisensäure zu Oxyameisensäure oder Kohlensäure handelt. Die Buttersäuregärung des Zuckers⁵⁾ gehört gleichfalls zu den Reduktionsprozessen innerhalb der anaeroben Atmungsvorgänge.

¹⁾ R. H. Saltet, Centr. Bakt., Abt. II Bd. VI p. 648 (1900).

²⁾ A. van Delden, Centr. f. Bakt., II. Abt., Bd. XIII p. 385 (1904).

³⁾ E. Cathcart u. Hahn, Arch. Hygiene, Bd. XLIV p. 295 (1902). Centr. Bakt., Abt. II Bd. IX p. 250 (1902).

⁴⁾ W. Omelianski, Centr. Bakt., Abt. II Bd. XI p. 177 (1903).

⁵⁾ Über Buttersäuregärung vgl. Weigmann in Lafar's Handbuch der techn. Mykologie, Bd. II p. 109 (1905).

Eine zweite Gruppe von Prozessen der anaeroben Atmung umfaßt Spaltungsvorgänge ohne Sauerstoffentziehung. Die Typen solcher Stoffwechsellerscheinungen sind die Alkoholgärung und die Milchsäuregärung des Zuckers. Auf anorganischem Gebiete ist die Denitrifikation oder Salpetergärung ein analoges Beispiel. Während Reduktionsprozesse im Dienste der Energiegewinnung kaum anderswo als bei Thallophyten gefunden werden, spielen die Spaltungsvorgänge noch im anaeroben Leben höherer Organismen eine wichtige Rolle als Energiequellen, und es ist die Frage ob nicht selbst im aeroben Leben derlei Vorgänge physiologische Bedeutung haben. Auch die Verarbeitung von Mannit durch Pilze im sauerstofffreien Raume, bei welcher Alkohol, Kohlensäure und Wasserstoff entstehen, ist hier zu erwähnen: wahrscheinlich findet hierbei eine Überführung des Mannits zu Hexose mit anschließender Alkoholgärung statt.

Die Mechanik der vitalen Oxydationen.

In der Sauerstoffatmung werden die verschiedenartigsten Substanzen oxydativen Veränderungen unterworfen, und diese Oxydationen müssen wieder nicht bis zu den höchstoxydierten Endprodukten führen, sondern können auf verschieden hoher Oxydationsstufe ihr Ende finden. Die Schwefelbakterien, die Salpeter bildenden Mikroben und wahrscheinlich auch die Eisenbakterien sind Beispiele für Anpassung an oxydative Verarbeitung anorganischer Materialien. Von den Kohlenstoffverbindungen sind die Zuckerarten und Kohlenhydrate, sowie die Fette die wichtigsten Materialien für die Sauerstoffatmung. Doch werden ein- und mehrwertige Alkohole, sowie ein- und mehrbasische Säuren weit verbreitet als treffliche Energiequellen von der Pflanzenwelt ausgenützt. Ebenso sind stickstoffhaltige Kohlenstoffverbindungen auch in der Pflanze nicht selten regelmäßig dem oxydativen Abbau unterworfen und es werden z. B. Tyrosin und Phenylalanin vollständig zu CO_2 , H_2O , NH_3 verbrannt. Schließlich werden genug Benzolderivate gleichfalls oxydativem Zerfall im Organismus unterworfen, was bei vielen Phenolen unter Entstehung dunkler Farbstoffe geschieht. Die hydrierten Benzolderivate scheinen sogar sehr leicht bis zu CO_2 und H_2O oxydiert zu werden, was bei Chinasäure und Quercit sehr prägnant zu konstatieren ist. Den Hydrobenzolabkömmlingen zunächst dürften die Polyphenolsäuren hinsichtlich ihres Wertes als Atmungsmaterialien folgen, was z. B. von Gallussäure für *Aspergillus* in meinen eigenen Versuchen konstatiert werden konnte.

Wie verschieden weit die Oxydationen gehen, zeigt am besten der oxydative Abbau des Zuckers, welcher von den Essigbakterien nur zu Glukonsäure oxydiert wird, der unter anderen Verhältnissen in der vitalen Oxydation bis zur Weinsäure oder zur Oxalsäure ab-

gebaut wird, und welcher wieder sehr gewöhnlich massenhaft bis zu CO_2 und H_2O verbrannt wird. Ähnlich wird der Äthylalkohol von den Essigmikroben unter gewissen Bedingungen nur bis Essigsäure, unter anderen aber bis zu den Endprodukten der Oxydation oxydiert.

Es läßt sich leicht zeigen, daß die Materialien der vitalen Oxydation außerhalb der lebenden Zelle unter sonst möglichst ähnlichen Bedingungen höchstens partieller Oxydation unterliegen. Die Fette werden nur „ranzig“, unter teilweisem Zerfall der höheren Fettsäuren und unter Aldehydbildung. Zucker, fest oder gelöst, zeigt auch nach Jahren nur eine schwache Bräunung unter Bildung einer kleinen Menge Glukonsäure, Oxyglukonsäure und ähnlicher Oxydationsstufen. Aromatische Stoffe färben sich im Kontakt mit dem Luft-sauerstoff dunkel durch Formierung mehrkerniger Verbindungen von Farbstoffcharakter.

Den ersten Ausgangspunkt für ein Verständnis der vitalen Oxydationsmechanismen lieferten wohl die Versuche Döbereiner's (1828) über die oxydationsbeschleunigende Wirkung feinverteilten Platins, sowie die denkwürdigen Untersuchungen Schoenbein's über die oxydationsbeschleunigenden Stoffe in lebenden Pflanzengeweben (seit 1846). 1877 führte M. Traube zuerst den Begriff der „Oxydationsfermente“ ein, worunter Substanzen thermolabiler Natur verstanden werden, welche durch katalytische Wirkung Oxydationen verschiedener Art in der Zelle vermitteln. Nachdem Schmiedeb-berg 1881 nachdrücklich betont hatte, daß nicht allein die Leichtigkeit der Oxydierbarkeit die Intensität des oxydativen Zerfalles in der Zelle bestimmt, so daß z. B. der so leicht oxydable Phosphor in den Geweben nicht oxydiert wird, während Benzylalkohol oder Salizylaldehyd sehr energisch oxydative Veränderungen erfahren, kamen un-ausgesetzt neue Beobachtungen über Oxydationen vermittelnde thermo-labile Zellsubstanzen, welche zugleich meist streng spezifische Wirkungen auf bestimmte Materialien entfalten, zutage. Heute fassen wir alle diese Enzyme als Oxydasen zusammen. Wir kennen bereits sehr zahlreiche oxydasische Wirkungen, müssen jedoch gestehen, daß uns die einschlägigen Befunde gerade für die bedeutungsvollsten Atmungs-materialien: die Fette und Kohlenhydrate, fast völlig fehlen.

Ohne in die Details der Oxydasenforschung einzudringen (das bisher gesammelte Material findet sich in meiner „Biochemie“, Bd. II p. 467 ff. dargestellt), wollen wir hier nur eine kurze Übersicht der bisher bekannten Oxydasenwirkungen anschließen.

1. Die Superoxydasen von Raudnitz oder, wie sie heute meist nach Loews Vorgang genannt werden: die Katalasen sind enzymartige Stoffe, welche Wasserstoffperoxyd kräftig unter Abscheidung von H_2O und O_2 zerlegen, und soweit man weiß,

in Pflanzen- und Tierzellen fast allgemein vorkommen. Die Katalasen äußern möglicherweise auch auf andere Peroxyde spaltende Wirkung, sind jedoch keineswegs mit den auf Guajakharzemulsion, Phenole etc. wirksamen Oxydasen identisch. Sie gehören streng genommen daher nicht zu den eigentlichen Oxydasen, stehen aber vielleicht mit der fermentativen vitalen Oxydation in wichtigem Zusammenhange.

2. Oxydasen, welche in Gegenwart von Wasserstoffperoxyd (wahrscheinlich auch von anderen Peroxyden) Guajaktinktur bläuen und auch auf andere Phenole bei H_2O_2 -Gegenwart wirksam sind. Dies die „Peroxydasen“ von Bach und Chodat, bzw. „Anaeroxydasen“ von Bourquelot und Marchadier.
3. Als „Oxygenase“ bezeichneten Bach und Chodat¹⁾ ein oxydierendes Enzym aus *Lactarius*, welches peroxydartige Eigenschaften besitzt, molekularen Sauerstoff leicht bindet und durch Peroxydasen stark aktiviert wird. Bach steht überhaupt auf dem Standpunkte, daß bei der vitalen Oxydation peroxydartige Intermediärprodukte unter Aufnahme von Luft-sauerstoff entstehen, und diese Stoffe sodann unter Abgabe des Sauerstoffes an das oxydationsfähige Material wieder zerfallen. Diese Hypothese, welche, wie man sieht, eine Übertragung der Engler'schen Theorie der Oxydationen auf das biologische Gebiet darstellt, hat manches für sich, und wird auch nicht dadurch widerlegt, daß sich nachweisbare Mengen von Peroxyden in den lebenden Zellen nicht finden. Vielleicht haben die Katalasen gerade die Aufgabe, einem etwaigen Überschusse an peroxydartigen Verbindungen in der Zelle zu steuern.
4. Als erste Gruppe der Oxydasen sensu strictiori folgen die auf Phenole wirksamen Oxydasen oder Phenolasen, welche sich bisher noch nicht weiter gliedern lassen. Hierher zählen die weitverbreitet vorkommenden guajakbläuernden Oxydasen, ferner die Oxydasen, welche mittels der Indophenolprobe, Benzidinprobe etc. nachgewiesen werden, ebenso auch die „Laccase“ des Milchsafte von *Rhus vernicifera* (Bertrand). Zu den Phenolasen im weiteren Sinne gehören auch wohl die Tyrosin zu Homogentisinsäure oxydierenden Enzyme oder Tyrosinasen. Es sind die auf Phenole wirksamen Enzyme wohl die bestgekannte Gruppe der Oxydasen. Ob ihre Rolle im pflanzlichen Stoffwechsel eine sehr bedeutungsvolle ist, läßt sich schwer sagen. Immerhin dürften die oxydativen

¹⁾ Vgl. bezüglich dieser wie der übrigen Literaturangaben über Oxydasen Biochemie, Bd. II p. 474 ff.

Veränderungen der Gerbstoffe, aber auch die wichtigen Prozesse des Abbaues von Tyrosin und Phenylalanin auf Rechnung solcher Enzyme zu setzen sein. Auch im Alkaloidstoffwechsel mögen derartige Oxydasen beteiligt sein. Für die Laccase und einige andere Oxydasen ist durch Bertrand nachgewiesen, daß ihre katalytische Wirkung durch Mangansalze sehr gefördert wird. Wir hätten es hier mit der Wirkung von „Cofermenten“ oder „Zymoexzitatoren“ zu tun, vergleichbar mit dem Einflusse der Salzsäure auf die Pepsinwirkung.

5. Jodidoxydasen im Sinne Raciborski's¹⁾, welche Jodide unter Abscheidung von freiem Jod oxydieren. Für die hierher gehörige Substanz von *Aspergillus niger* ist jedoch die Enzymnatur fraglich. Überhaupt wird man im Sinne von Raciborski und Behrens stets streng kritisch vorzugehen haben, um nicht die Wirkungen nicht enzymartiger Sauerstoffüberträger mit oxydierenden Zellenzymwirkungen zu verwechseln.
6. Ist die Frage zu beantworten, ob die vitale Oxydation der Fette und Kohlenhydrate mit Hilfe von Oxydationsenzymen bewerkstelligt wird. Es sind bisher nur bezüglich der Kohlenhydrate einige Andeutungen vorhanden, während der Verbrennungsmechanismus der Fette (wobei am ehesten Mitwirkung von Oxydasen zu erwarten wäre) noch gänzlich unbekannt ist. Berichte über Zucker oxydierende Enzyme liegen insbesondere vor von N. Sieber²⁾, sowie von Kostytschew³⁾ und Maximow⁴⁾; doch reichen diese Erfahrungen noch lange nicht hin, um uns eine bestimmtere Vorstellung über die vitale Zuckeroxydation zu geben. Solange wir hinsichtlich dieser chemischen Vorgänge nichts sicheres wissen, sind auch Spekulationen über den Gang der Zuckerverarbeitung in der Zelle, wie sie in neuerer Zeit mehrfach angestellt wurden⁵⁾, wenig fruchtbar. Dabei kann immerhin eingeräumt werden, daß die sehr verbreitet konstatierte Bildung kleiner Alkoholmengen selbst im aeroben Leben der Pflanzen⁶⁾, sowie theoretische Überlegungen über die Beziehungen der anaeroben Zuckerverarbeitung zur Sauerstoffatmung es sehr wahrscheinlich machen, daß nicht oxydierende Enzyme im engeren Sinne bei der Zuckerverarbeitung den Zucker unmittelbar angreifen,

¹⁾ M. Raciborski, Bull. Acad. scienc. Cracovie, Juni 1905.

²⁾ N. Sieber, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XXXIX p. 484 (1903).

³⁾ S. Kostytschew, Bericht. botan. Ges., Bd. XXII p. 207 (1904).

⁴⁾ N. A. Maximow, *ibid.*, p. 225.

⁵⁾ Vgl. z. B. J. Stoklasa, Ber. chemisch. Gesellsch., Bd. XXXVIII p. 669 (1905).

⁶⁾ Vgl. die Literaturangaben: Biochemie, Bd. I p. 330, 331; Bd. II p. 457, 477.

sondern spaltende Enzyme, wie das Enzym der Alkoholgärung zunächst tätig sind. Sekundär mögen wohl Oxydasen den oxydativen Zuckerabbau vermitteln. Stets ist jedoch zu bedenken, daß sich unsere Vorstellungen über die vitale Glykolyse durch jeden neuen Befund auf das gründlichste ändern können. So dürfte kaum die Alkoholgärung allein als zuckerspaltender primärer Prozeß hinzustellen sein, da wir z. B. schon heute fermentative Zuckerspaltungen kennen, welche (O_2 und Valeriansäure liefern¹⁾), und weitere Befunde nach ähnlichen Richtungen zu erwarten sind. Daß wir nicht einfach jede CO_2 -Abspaltung als Effekt einer Alkoholgärung ansehen dürfen, ist bereits dadurch geboten, daß wir enzymatische (O_2 -Abspaltung aus nicht wenigen Säuren kennen, und z. B. Leucin durch derartige Prozesse in Amylalkohol übergeht. Mit Palladin²⁾ können wir die CO_2 abspaltenden Enzyme als „Carbonasen“ oder „Carboxylasen“ zusammenfassen. In der Tat soll nach Palladin und Kostytschew³⁾ eine Differenz in der quantitativen Zusammensetzung der Atmungsprodukte erfrorener Keimlinge, und der Produkte der Alkoholgärung vorhanden sein. Die von den genannten Forschern beobachtete Bildung von Aceton durch Triticumkeimlinge kann als Effekt einer Oxydation und Spaltung von Leucin gedeutet werden, und es würden in solchen Fällen sicher auch Eiweißkörper dem oxydativen Zerfall unterworfen sein. Die Beziehungen der aeroben Atmung zur anaeroben Energiegewinnung sind daher durchaus nicht so einfach, als früher von seiten der meisten Pflanzenphysiologen angenommen worden war.

Die Gärungsvorgänge.

Es wird nach dem heutigen Stande der Physiologie schwerlich mehr als richtiges Vorgehen bezeichnet werden können, alle die heterogenen Prozesse, welche das äußere Merkmal der Gasentwicklung an sich tragen, und als Gärungen im praktischen Sinne gelten, gemeinsam zu behandeln. Man kann höchstens hervorheben, daß die sog. Gärungsvorgänge meistens Prozesse sind, welche zu Intermediärprodukten führen, die noch weiter verarbeitet werden können, und

¹⁾ Hierzu Weinland, Zeitschr. f. Biolog., Bd. XLII p. 55 (1901); Bd. XLIII p. 86 (1902); Bd. XLIV p. 113 (1904).

²⁾ W. Palladin, Ber. botan. Gesellsch., 1905, p. 240; 1906 p. 97; Zeitschrift physiol. Chem., Bd. XLVII p. 407 (1906).

³⁾ Palladin und Kostytschew, Ber. botan. Ges., 1906, p. 273; Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XLVIII p. 214 (1906).

daß viel seltener hierbei reine Oxydationsprozesse, wie bei der Essigsäuregärung oder Glukonsäuregärung, unterlaufen als vielmehr Spaltungsprozesse ohne Aufnahme von Luftsauerstoff, wofür Alkoholgärung, Milchsäuregärung, Buttersäuregärung bekannte Beispiele sind. Die frühere Ansicht, daß es sich um vitale chemische Wirkungen des Protoplasmas in den Gärungen handelt, dürfte seit der denkwürdigen Entdeckung Buchner's über die Abtrennung der wirksamen Substanz der Alkoholgärung vom lebenden Protoplasma der Hefezelle nur von wenigen Forschern geteilt werden. In der Tat ist es angesichts der Fortschritte der aseptischen Autolyse und der Enzymlehre nur eine Frage der Zeit, daß wir für alle Gärungsprozesse die wirksamen Enzyme von der lebenden Zelle getrennt studieren können.

Im einzelnen können wir uns hier wohl kurz fassen, da sich in den betreffenden Kapiteln meiner „Biochemie“ die heutigen Kenntnisse von den verschiedenen Gärungen in zusammenfassenden Übersichten dargestellt finden.

Die Alkoholgärung ist ein Prozeß der Energiegewinnung aus Zucker, welchem nicht wenige Pilze und Bakterien in hervorragendem Maße angepaßt sind, und der sich auch im anaeroben Leben höherer Pflanzen mit Sicherheit nachweisen ließ. Die Heferassen, sowie nach Wehmer's¹⁾ Erfahrungen auch einzelne Mucorarten spalten sowohl im aeroben als im anaeroben Leben den Zucker in erheblichem Maße zu Kohlensäure und Alkohol. Bei keimenden Samen konnten Godlewski und Polszeniusz²⁾ nur unter Luftabschluß eine nennenswerte Alkoholgärung des dargereichten Zuckers konstatieren. Auch die neueren Untersuchungen bestätigten, daß sich die Wirkungssphäre der Alkoholgärung nur auf wenige Zuckerarten erstreckt. Allgemein werden leicht vergoren Traubenzucker, Fruchtzucker und d-Mannose, weniger leicht d-Galaktose; ferner sind vergärbare Mannonose, Glycerinaldehyd und Dioxyaceton, bei welchen es jedoch nicht sicher ist, ob nicht intermediäre Bildung von Hexosen unabhängig von der gärungskräftigen Zelle mitspielt. Pentosen, Tetrosen und Heptosen unterliegen der Alkoholgärung ebensowenig, wie die vielen synthetisch gewonnenen Hexosen außer den vier oben genannten. Es hat in neuerer Zeit sich die Ansicht immermehr Bahn gebrochen, daß in der Alkoholgärung eine glatte Spaltung des Zuckers in zwei Äqu. CO₂ und zwei Äqu. Äthylalkohol stattfindet, und daß Bernsteinsäure, höhere Alkohole, Isobutylenglykol sowie andere in geringer Menge stets konstatierbare Stoffwechselprodukte der Hefe nicht in direkter Beziehung zum Alkoholgärungsprozesse stehen.

¹⁾ C. Wehmer, Ber. bot. Ges., Bd. XXIII p. 122; Centr. Bakt., Abt. 2, Bd. XIV p. 556 (1905).

²⁾ E. Godlewski u. F. Polszeniusz, Bull. Acad. Cracovie, 1. April 1901.

Bekanntlich hat 1896 E. Buchner¹⁾ der Lehre von der Alkoholgärung eine neue exaktere Basis gegeben, indem er die Mittel und Wege zeigte, wie man das wirksame Enzym, die Zymase, aus der lebenden Hefezelle abtrennen und tunlichst isolieren kann. Die Zymase ist ein durch höhere Temperaturen und andere Wirkungen sehr leicht zerstörbares Enzym, welches jedoch immerhin unter gewissen Vorsichtsmaßregeln fällbar und abtrennbar ist, so daß die notwendigsten Reinigungen der Zymasepräparate nicht auf unüberwindliche Schwierigkeiten stoßen. Nach ihrem biologischen Verhalten ist sie ein typisches Endoenzym und wird niemals von den Zellen nach außen sezerniert. Die Fragen nach der Produktion von Stoffen, welche die Zymasewirkung unterstützen, scheinen mir noch nicht endgültig beantwortet zu sein.²⁾ Der chemische Mechanismus der Zymasewirkung ist in den letzten Jahren eingehend studiert worden, ohne daß bereits entscheidende Ergebnisse vorliegen würden. Vielleicht geht die Alkoholgärung über intermediäre Milchsäurebildung und sekundäre Spaltung der Milchsäure in Äthylalkohol und Kohlensäure. Es wäre in diesem Falle nach Buchner³⁾ daran zu denken, daß wir unter „Zymase“ ein Milchsäure bildendes und ein Milchsäure spaltendes Enzym zusammenfassen. Von Bedeutung ist die in jüngster Zeit publizierte Wahrnehmung Buchner's⁴⁾, daß in der Zymasegärung wohl niemals Bernsteinsäure auftritt, jedoch immer Glycerin in nicht unerheblicher Menge entsteht. Glycerin könnte durch einen gesonderten Vorgang aus Zucker hervorgehen.

Bei der Diagnose der Alkoholgärung hat man sich vor Augen zu halten, daß der Nachweis von Äthylalkohol und CO_2 unter den Stoffwechselprodukten noch nicht genügen kann, um die Annahme einer typischen Alkoholgärung zu sichern. Beide Stoffe werden vielmehr bei der Verarbeitung von Glycerin, Säuren der Essigsäurereihe, Oxyssäuren und anderen Nährstoffen von vielen Bakterien produziert, ohne daß wir einen glatten Zerfall des Nährmaterials in CO_2 und Äthylalkohol vor uns haben würden.

Die Milchsäuregärung, eine glatte Spaltung der Hexosen in 2 Äqu. Milchsäure, wird bisher als ein ausschließlich bakterieller Prozeß angesehen. Die Abgrenzung dieser Gärung gegen andere bakterielle Spaltungsprozesse an Glycerin, Pentosen, Methylpentosen und Zuckeralkoholen ist durchaus nicht leicht, da Milchsäure auch in

¹⁾ Zusammenfassung der einschlägigen Forschungen in E. Buchner, Die Zymasegärung (1903). — F. Ehrlich, Zeitschr. f. Biochem., Bd. II p. 52 (1906).

²⁾ Hierzu A. Harden u. W. J. Young, Journ. of Physiol., 1904, p. 32. — Buchner u. W. Antoni, Zeitschr. physiol. Chemie, Bd. XLVI p. 136 (1905). — Harden u. Young, Proceed. Roy. Soc. Lond., 1906, Vol. LXXVII, B, p. 405.

³⁾ Buchner u. E. Meisenheimer, Ber. chem. Ges., Bd. XXXVIII p. 620 (1905).

⁴⁾ Buchner u. Meisenheimer, Ber. chem. Ges., 1906, p. 3203.

ganz anderen Umsetzungen reichlich gebildet wird. Als Gärungsprodukte erscheinen die optisch aktiven Modifikationen der Milchsäure, und zwar werden von verschiedenen Mikroben rechtsdrehende und linksdrehende Milchsäure in verschiedenen Mengenverhältnissen formiert. Auch für die Milchsäuregärung ist die baldige Isolierung eines wirksamen Enzyms zu erwarten, und Buchner und Meisenheimer¹⁾, sowie Herzog²⁾ berichteten bereits über wirksame Acetondauerpräparate aus Milchsäurebakterien.

Die Essigsäuregärung des Äthylalkohols dürfte vielleicht genetisch mit der Glukonsäuregärung und den bakteriellen Oxydationen von Zuckeralkoholen zu Aldosen zusammenhängen, da anscheinend die Essigbakterien regelmäßig alle diese oxydativen Gärungen auszuführen imstande sind. Da Buchner und Meisenheimer³⁾ Acetondauerpräparate aus Essigbakterien darzustellen gelehrt haben und man wohl bald über haltbare Essiggärungsenzympräparate verfügen wird, wird sich dieser Zusammenhang nun näher untersuchen lassen.

Kapitel IX.

Stoffwanderung.

Relativ geringe Beachtung haben in den letzten Jahren die Probleme der Stoffwanderung im Pflanzenkörper gefunden, Probleme, welche trotz der großen Unabhängigkeit der Glieder eines Pflanzenstockes wenigstens temporär für den Haushalt des Organismus einschneidende Verhältnisse betreffen. Die Fähigkeit der Pflanze auf eine Unterbrechung der stoffleitenden Verbindungen ihrer Organe durch Regenerationsprozesse und Abtrennung der isolierten Teile zu reagieren, bezeugt allerdings eine ziemlich tiefgreifende Differenz gegenüber den Verhältnissen der Stoffwanderung im Tierkörper.

Daß die Siebröhren bei der Stoffleitung hervorragenden Anteil nehmen, dürfte eine ziemlich allgemein angenommene gut begründete Ansicht sein. Nach eigenen Versuchen⁴⁾ spielen jedenfalls geradlinige Leitungsbahnen bei der Stoffwanderung die Hauptrolle. Näherer Untersuchung bedarf es noch zur Beantwortung der Frage, ob auch

¹⁾ E. Buchner u. J. Meisenheimer, Ber. chem. Ges., Bd. XXXVI p. 634 (1903).

²⁾ R. O. Herzog, Zeitschr. physiol. Chem., Bd. XXXVII p. 381 (1903). — Vgl. auch Stoklasa, Centr. f. Physiol., 1902, Bd. XVI p. 713.

³⁾ l. c.

⁴⁾ Czapek, Sitzungsber. Wiener Akad., Bd. CVI (1897).

im Leptomparenchym und im Leitscheidenparenchym die Längsleitung bevorzugt wird, wie Haberlandt¹⁾ anzunehmen geneigt ist. Wahrscheinlich leiten die Siebröhren ebensowohl Zucker wie stickstoffhaltige Substanzen. Daß die letzteren wesentlich Aminosäuren sind, die an anderen Stellen des Körpers zur Rekonstruktion von Eiweißkörpern verwendet werden, ist wohl sehr wahrscheinlich, bleibt aber noch durch weitere Untersuchungen zu bestätigen.

Milchsaft führende Pflanzen verfügen über einen oft ausgezeichnet ausgebildeten Apparat in ihrem Milchröhrensystem, welcher die Überführung von verschiedenen Substanzen in andere Körperteile sicherlich sehr zu erleichtern imstande ist. Doch sind wir auch heute weit davon entfernt, sichere Vorstellungen über die Bedeutung des Milchsaftsystems als stoffleitender Apparat äußern zu können. Neuere Arbeiten, wie die schönen Studien von Molisch²⁾, haben uns zwar mit vielen Einzeltatsachen vertraut gemacht, bieten jedoch noch keine Brücke zu allgemeineren theoretischen Ausblicken. Wahrscheinlich aber sind nicht alle Milchsaftsysteme physiologisch gleichwertig, und es ist möglich, daß z. B. bei den alkaloidreichen Papaveraceen die Milchsafttröhren mehr die rasche Verteilung der Abfallsprodukte vom Orte der Erzeugung bewirken sollen, während vielleicht die reichlicher Stärke, Zucker, Eiweiß, Fett führenden Milchröhrenformen anderer Gewächse wirklich eine Bedeutung als Translokationsorgane besitzen. Ganz unbekannt ist uns die Bedeutung der nicht selten Milchsaften eigenen proteolytischen, labartig wirksamen und Glykosid spaltenden Enzymen.

Ein sehr ausgedehntes Feld finden fernere Untersuchungen schließlich noch in der Translokation der Aschenstoffe. Bisher ist es in den wenigsten Fällen klar, ob die Aschenstoffe in anorganischer Form oder in organischer Bindung transportiert werden. Es dürfte den verschiedenen Anforderungen des Stoffwechsels entsprechend mitunter nicht irrelevant sein, in welcher Bindung die einzelnen Aschenstoffe zur Verfügung stehen. Bis zu einem gewissen Grade werden die Aschenstoffbestimmungen in wässrigen, alkoholischen, ätherischen Extrakten usw. diese Verhältnisse aufzuhellen imstande sein. Je nach der Art der Stoffwechselforgänge ist auch der quantitative Bedarf an den einzelnen Aschenstoffen bei den einzelnen Pflanzenorganen und in den einzelnen Entwicklungsstadien der Pflanze nicht der gleiche. Um einen bequemen Ausdruck für derartige Differenzen zu benützen, empfiehlt es sich vielleicht aus den Analysen zu berechnen, in welchem Verhältnisse die Anfangswerte zu den Endwerten bei dem

¹⁾ G. Haberlandt, *Physiolog. Pflanzenanatomie*, 3. Aufl. (1904) p. 350.

²⁾ H. Molisch, *Studien üb. Milchsaft*, Jena 1901. — Vgl. ferner meine Zusammenfassung in „*Biochemie*“, Bd. II p. 699 ff. (1905).

wechselnden Gehalte an den einzelnen Aschenstoffen stehen. Diesen Quotienten kann man als „Wanderungskoeffizienten“ bezeichnen. Er wird um so größer, je intensiver das Organ den betreffenden Aschenstoff aufnimmt, und entfernt sich um so weniger vom Einheitswert, je weniger von dem betreffenden Stoff in Umsatz gezogen wird.

Daß eine Stoffwanderung im lebenden Organismus aus osmotischer Ursache überall dort zustande kommen muß, wo sich ein Konzentrationsgefälle aus irgend einem Grunde herausgebildet hat, bedarf keiner weiteren Darlegung. Ebenso ist es verständlich, daß derartige Konzentrationsdifferenzen in höchst differenter Art in den lebenden Geweben entstehen können. Sowohl gesteigerter lokaler Verbrauch von Stoffen unter Aufzehrung derselben, als eine Umbildung dieser Stoffe zu Substanzen von kleinerem osmotischem Werte müssen hierzu Anlaß geben. Nicht weniger vermag jedoch auch eine lokal gesteigerte Löslichkeit der betreffenden Stoffe zu einer osmotischen Bewegung derselben zu führen, und es muß zu einer Aufteilung dieser Stoffe zwischen den verschiedenen Lösungsmitteln nach dem Verteilungsgesetze kommen.¹⁾ Möglicherweise kann eine Zurückhaltung von Stoffen in bestimmten Zellen, und im Gefolge davon die Entstehung von Konzentrationsdifferenzen selbst durch Wechsel der Permeabilität der Plasmahäute verursacht werden, wofür uns allerdings noch experimentelle Erfahrungen fehlen.

Stoffwanderung kommt aber außerdem, wie die bereits in Pfeffer's Physiologie verarbeiteten Untersuchungen von Hansteen und Puriewitsch²⁾ lehren, im lebenden Organismus sicher noch durch aktive Entleerungstätigkeit der Zellen zustande, welche regulatorisch durch das kontinuierliche osmotische Abströmen wachgerufen und geregelt wird. So entleert sich das Nährgewebe der Samen, aber auch das Speichergewebe fleischiger Knollen oder holziger Zweige durch aktive Zelltätigkeit, wenn man für eine kontinuierliche osmotische Entfernung der abströmenden Produkte Sorge trägt. Sache fernerer Untersuchungen wird es sein zu zeigen, von welchen chemischen und physikalischen Veränderungen diese Zellaktivität begleitet ist, und ob eine hiervon kausal mit der Entleerungstätigkeit in Verbindung gebracht werden kann. Einer Aufklärung bedarf es jedoch selbst noch, warum in den angeführten Versuchen von Hansteen und Puriewitsch Fettendosperme sich nicht entleerten, während stärkehaltige Speichergewebe sehr leicht zur Entleerung zu bringen waren.

Dort wo die Speichergewebe eine ansehnliche räumliche Ausdehnung gewinnen, wie in dem Speicherparenchym holziger Stämme

¹⁾ Vgl. hierzu K. Spiro, Physikal. u. physiolog. Selektion., Habilit.-Schrift Straßburg 1897.

²⁾ Zu den bei Pfeffer zitierten Schriften kommt noch Puriewitsch, Jahrbuch wissensch. Botan., Bd. XXXI (1898).

und Äste, treten auch innerhalb der speichernden Gewebe häufig und regelmäßig Stofftranslokationen ein. Diese Stoffwanderungen sind entweder durch äußere Einflüsse bedingt, oder treten im Gefolge anderer Erscheinungen im Laufe der erblichen Jahresperiode im Entwicklungsgange der Pflanze ein. In den holzigen Achsen der Bäume und Sträucher ist meistens Stärke als Reservestoff abgelagert. Seit A. Fischer's Untersuchungen weiß man jedoch, daß während der Vegetationsruhe eine mehr weniger weitgehende Umwandlung der Kohlenhydrate zu Fett stattfindet. Niklewski¹⁾ hat in eingehenden chemisch-analytischen Nachprüfungen diese Umwandlung von Stärke in Fett vollkommen bestätigt gefunden. Ein Einfluß der Winterkälte scheint jedoch nur bezüglich der Umwandlung von Stärke in Zucker stattzufinden, und sich nicht auf die Fettbildung selbst zu erstrecken. Für die Fettbildung dürfte nach Niklewski ein direkter ursächlicher Zusammenhang mit der äußerlichen Temperaturniedrigung nicht vorliegen, sondern hier scheint die Jahresperiode der Entwicklung der dirigierende Einfluß zu sein. Dafür spricht u. a. auch der Umstand, daß es gelingt im richtigen Zeitpunkt durch eine Temperaturerhöhung die Fettbildung zu beschleunigen.

¹⁾ Br. Niklewski, Beiheft. botan. Centr., Bd. XIX Abt. 1 p. 68 (1905).

geschrieben werden. Um eher zu ermöglichen, daß sich die berufenen Vertreter der einzelnen Fachrichtungen zu der mühevollen und zeitraubenden Arbeit der Abfassung derartiger Übersichten bereit finden, hat der Vorstand der **Association internationale des Botanistes** die Herausgabe des Unternehmens in die Hand genommen, und die freundliche Aufnahme, welche der Gedanke bei denjenigen Männern gefunden hat, die zunächst um ihre Hilfe bei der Herausgabe des I. Bandes des Unternehmens gebeten worden waren, berechtigt zu der Hoffnung, daß die neue Zeitschrift, welche bestimmt ist, eine sehr wünschenswerte Ergänzung des „Botanischen Centralblattes“ darzustellen, viele Freunde finden und sich in den Kreisen der wissenschaftlich arbeitenden Botaniker als ein unentbehrliches Hilfsmittel bewahren wird. Die zu veröffentlichenden Beiträge sollen in deutscher, englischer oder französischer Sprache gedruckt werden.

Die „Progressus“ erscheinen in zwanglosen Heften, die in einem Zwischenraum von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die Progressus zu dem Vorzugspreis von 13 M. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 M. für den Band beträgt, Erledigung finden.

Das folgende Heft des I. Bandes wird Beiträge der Herren

Professor G. Vuillemin, Nancy, Über Pilze,

Professor F. Noll, Bonn, Über Reizphysiologie,

bringen. Der I. Band wird im Laufe des Winters 1906/07 seinen Abschluß finden.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**,
o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in
Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung Nr. 102, 1904:

... Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch.

Biologisches Centralblatt vom 1. März 1905, Bd. XXV, Nr. 5:

Das vorliegende Wort vom „tiefempfundenem Bedürfnis“ ist selten so wohl angebracht, wie in Hinsicht auf vorliegendes Buch ...

Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung. Früher herausgegeben von der Königl. bayer. botanischen Gesellschaft in Regensburg. 97. Band. Jahrgang 1907. Erstes H.-ft. Herausgeber: Dr. K. Goebel, Prof. der Botanik in München. Mit 2 Tafeln und 74 Textfiguren. Preis für den ganzen Band 20 Mark.

Inhalt: Küster, Ernst, Ueber die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellwachstum und Membranbildung. Mit 20 Textfiguren. — Renner, O., Ueber Wachsthräusen auf den Blättern u. Zweigen von Ficus. Mit 16 Textfiguren. — Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 17. Nephrolepis Daff. Mit 1 Textfigur. — Heinriche, E., Zur Kenntnis der Farngattung Nephrolepis. Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur. — Lorch, Wilhelm, Einige Bewegungs- und Schrumpfungsercheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. Mit 20 Textfiguren. — Lorch, Wilhelm, Das mechanische System der Blätter, insbesondere der Stämmchenblätter von Spagnum. Mit 11 Textfiguren. — Pascher, Adolf, Ueber auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer Mougeotia-Art. Mit 2 Textfiguren. — Scheuten, S. L., Ein neuer und ein modifizierter Apparat zu pflanzenphysiologischen Demonstrationsversuchen. Mit 2 Textfiguren. — Molisch, Hans, Ueber das Gefrieren in Kolloiden.

Die Selbsterhitzung des Heus. Eine biologische Studie von Dr. Hugo Miele, Privatdozent der Botanik in Leipzig. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. J. P. Lohy. Erster Teil. Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung. 1906. Nr. 3:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum überschaubar, und deshalb ist Lohys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung. 1906:

... Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten der Anpassung der Variation und Vererbung interessieren.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. Ludwig Jost, a. o. Prof. an der Universität Straßburg. Mit 172 Abbildungen. Preis: lewsh. 13 Mark, geb. 15 Mark.

Flora. 1904. Bd. 93. H. 2:

... Die Darstellung ist klar, kritisch und reichhaltig und oft durch historische Rückblicke belebt. Die Jost'schen Vorlesungen werden deshalb als eine treffliche Einführung in das Studium der Pflanzenphysiologie begrüßt werden. Auch für Botaniker ist das Buch wertvoll durch die eingehende Berücksichtigung und Diskussionen, welche die neuere pflanzenphysiologische Literatur in ihm gefunden hat. Solche orientierende Darstellungen sind ja um so notwendiger, je mehr die Entwicklung der Botanik es ermöglicht macht, in allen ihren Gebieten die Literatur zu verfolgen, besonders aber in der Physiologie, welche die Grundlage für alle anderen Teile der Botanik darstellt.

Biologische und morphologische Untersuchungen über

Wasser- und Sumpfgewächse. Von Prof. Dr. Hugo Glück in Heidelberg. Erster Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen. Mit 25 Textfiguren und 7 lithograph. Doppeltafeln. Preis: 20 Mark. — Zweiter Teil: Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten; über die Turionienbildung Utricularia-Arten; über die Turionienbildung bei Wasserpflanzen, sowie über Ceratophyllum. Mit 28 Textfiguren und 6 lithographierten Doppeltafeln. Preis: 18 Mark.

Règles internationales de la Nomenclature botanique.

Adoptées par le Congrès international de Botanique de Vienne 1905 et publiées au nom de la commission de rédaction du congrès par John Briquet, Rapporteur général. International Rules of Botanical nomenclature. Adopted by the international botanical congress of Vienna 1905. — Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur. Angenommen vom internationalen botanischen Kongreß zu Wien 1905. Preis: 2 Mark 50 Pf.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ERSTER BAND. DRITTES HEFT

MIT 18 ABBILDUNGEN UND 2 KURVEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1907

Inhaltsübersicht.

Seite

VAN CALCAR, R. P., Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifitätslehre seit 1870. Mit 18 Abbildungen und 2 Kurven im Text 533

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK

PROGRÈS DE LA BOTANIQUE

☞ PROGRESS OF BOTANY ☞

herausgegeben von der

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

redigiert von

DR. J. P. LOTSY

in Leiden.

Der große von Jahr zu Jahr wachsende Umfang der botanischen Literatur macht nicht nur die schnelle Veranlassung von Referaten über die einzelnen Arbeiten nötig, sondern auch das Erscheinen zusammenfassender Übersichten über größere Gebiete der Wissenschaft in hohem Grade erwünscht.

Während es eine Reihe von Zeitschriften gibt, in welchen über größere oder kleinere Gebiete der Botanik regelmäßig referiert wird, fehlte es bisher an einem Organ, in welchem planmäßig über die Fortschritte der gesamten Botanik berichtet wird, und doch ist es nur dann möglich, sich die Übersicht über die einzelnen Gebiete der Wissenschaft zu erhalten, wenn von Zeit zu Zeit in zusammenfassenden Abhandlungen ihre Entwicklung dargestellt wird.

Der Aufgabe, eine Ergänzung der bestehenden wertvollen Zeitschriftenliteratur auf botanischem Gebiete zu bilden, sollen die „Progressus“ dienen. Die erste Bedingung zum Gelingen eines solchen Unternehmens ist die Zuverlässigkeit der veröffentlichten Übersichten. Für eine solche Zuverlässigkeit kann nur dann Gewähr geboten werden, wenn die Übersichten von hervorragenden Spezialforschern auf den darzustellenden Gebieten ge-

(Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.)

Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifizitätslehre seit 1870

mit besonderer Berücksichtigung der Tuberkelbazillen
und der säurefesten Stäbchen

von

R. P. van Calcar.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Die Reizerregbarkeit ist eine Fundamentealeigenschaft aller lebenden Wesen. Unter dem Mikrospektroskop sieht man das sog. Bacterium photometricum sich in großer Zahl in die Gegend der ultraroten und in geringer Zahl gegen die Frauenhofer'sche Linie D hin bewegen. Auch die grünen Pflanzen haben im allgemeinen die Eigenschaft, ihre Körperachse nach der Richtung der Sonnenstrahlen zu orientieren. — Die schönen Untersuchungen Hermann's haben gezeigt, daß Fischembryonen, welche sich in einem Gefäß befinden, wodurch man einen galvanischen Strom geleitet hat, sich mit ihrer Längsachse in die Richtung der Stromlinien stellen, so daß der Kopf gegen die Anode und der Schweif gegen die Kathode gerichtet ist; sofort aber wenden sie sich nach der entgegengesetzten Seite, wenn man die Richtung des Stromes umkehrt. Alle diese Bewegungen auf bestimmte Reize sind physiologische Vorgänge, denn sie können unter gewissen Bedingungen gelähmt werden. — Die Mimosa pudica zeigt tagsüber ihre Blätter ausgestreckt; durch irgend welche Berührung gereizt, werden die Blätter abwärts gerichtet und geschlossen. In der Narkose tritt diese Reaktion nicht ein.

Bringt man Plasmodien zusammen mit Zucker- oder Salzlösungen von bedeutend höherer Konzentration, als die, woran sie gewöhnt sind, so kann man beobachten, daß diese Tierchen sich mittels amöboiden Bewegungen aus der Flüssigkeit entfernen, oder daß sie, wenn man die Konzentration zu schnell ansteigen läßt, absterben.

Wenn man hingegen die Konzentration einer Flüssigkeit, welche nebst Plasmodien eine sehr geringe Quantität Traubenzucker enthält, sehr langsam steigen läßt, so gewöhnen sich diese Organismen an die höhere Konzentration und schwimmen ohne jede Beschwerde in der Flüssigkeit umher.

Metschnikoff konnte das Plasmodium von *Physarum* gewöhnen an arsenige Säure, gegen die es anfangs sehr heftig reagierte. Bringt man in ein Gefäß irgendwo eine geringe Quantität arsenige Säure, so sieht man, daß die Plasmodien sich in entgegengesetzter Richtung bewegen. Diese Erscheinung nennt man negative Chemotaxis. Die Gewöhnung erkennt man daran, daß die Plasmodien ihre negative Chemotaxis (Abstoßung) in positive (Anziehung) verwandeln. — Es handelt sich hier um eine einfache Form von erworbener Immunität mittels bestimmter Reaktionen seitens der lebenden Plasmodien.

Van Rysselberghe hat gezeigt, daß die Gewöhnung an schädliche Einflüsse oft sehr einfach vor sich geht. Bringt man z. B. Epidermiszellen gewisser *Tradescantien* in eine zu hoch konzentrierte Rohrzuckerlösung, so sezerniert die Zelle Oxalsäure, welche infolge der Kleinheit ihres Moleküls stark osmotisch wirkt. Diese Sekretion dauert so lange, bis der intracelluläre Druck so groß ist, wie der Druck der hinzugefügten Salzlösung. Van Rysselberghe meint, daß die Oxalsäure auf Kosten des Traubenzuckers entsteht. Bringt man hingegen Zellen von *Tradescantia* aus einer ziemlich konzentrierten Lösung, woran sie sich bereits gewöhnt haben, in eine verdünntere, so sieht man Kristalle von oxalsaurem Calcium entstehen und demzufolge eine Verminderung des osmotischen Druckes. Mit großer Wahrscheinlichkeit spielt die Oxalsäure, welche sich hauptsächlich in den peripheren Teilen der Pflanzen befindet, noch eine bedeutende Rolle bei der Verteidigung der Pflanzen gegenüber den meist verschiedenen Schädlichkeiten. Sie verhindert Schnecken und Blattläuse, die Pflanzen zu befallen und ist ebenso die Trägerin der antibakteriellen Immunität. Besonders de Bary und nachher Laurent sind es gewesen, welche uns gezeigt haben, von welcher außerordentlich großen Wichtigkeit für die ganze Immunitätslehre das Studium der Infektion und Immunität der Pflanzen sein kann.

Die *Sclerotinia Libertiana*, ein zur Gruppe der Discomyceten gehöriger Pilz, befällt nach den Untersuchungen de Bary's viele Feld- und Gartengewächse. Das Mycelium der *Sclerotinia* erzeugt während seiner Entwicklung in diesen Pflanzen Ruhestadien, hier Sclerotien genannt, welche später Fruchtkörper entwickeln.

Um in die Zellen der befallenen Pflanzen einzudringen, sezerniert der Parasit ein Ferment, das die Zellmembran zur Lösung bringt. Dieses Ferment kann aber eine lösende Wirkung nicht ausüben ohne Anwesenheit von Säure. Bei dieser Infektion wird gerade die ev.

anwesende Oxalsäure der Pflanze schädlich. Durch die verdauende Wirkung dieses Fermentes werden die Gewebe erweicht und dem Parasiten zugänglich gemacht.

Je widerstandsfähiger nun die Zellmembran wird, destoweniger werden die Pflanzen gefährdet, und schon de Bary war der Meinung, welche später bestätigt wurde, daß die Immunität der älteren Pflanzen auf eine größere Widerstandsfähigkeit ihrer Zellmembran gegenüber der von den Mycelfäden produzierten Flüssigkeit beruhe. Bei dieser Form der Infektion und der Immunität handelt es sich um einen Kampf zwischen zwei Pflanzen.

Der Parasit sezerniert ein toxisch wirkendes Ferment, mit dem er die Zellen seines Wirtes angreift, um dessen Membran bei Anwesenheit saurer Reaktion zu lösen. Die angegriffene Pflanze sondert immer mehr widerstandsfähige Membranen ab, welche endlich dem lösenden Fermente Widerstand zu leisten vermögen. Es handelt sich hier um eine Reaktion zwischen chemischen Stoffen, einerseits die sezernierten Fermente, andererseits die die Membran aufbauenden Stoffe. Man darf aber nicht vergessen, daß die Sekretion beider Stoffe abhängig ist von einer Sekretionsfähigkeit der Zellen des Parasiten und des Wirtes und diese Sekretion erfolgt durch den wechselseitigen Reiz, welchen sie aufeinander ausüben.

Im Jahre 1899 hat Laurent eine Arbeit veröffentlicht, worin seine Resultate hinsichtlich der Infektion und Immunität gewisser Kartoffelarten gegenüber einer Art Colibacillus niedergelegt sind. Gerade wie die oben beschriebene Sclerotinia sezerniert auch der Colibacillus ein lösliches Ferment, das aber verschieden ist von dem Sclerotiniaferment. Es wird nämlich erst bei einer Temperatur von 62° unwirksam, während das Sclerotiniaferment schon bei 52° unwirksam wird. Auch wirkt das Ferment des Colibacillus nur bei alkalischer Reaktion. Die von den Bazillen sezernierte Flüssigkeit reagiert deutlich alkalisch. Nachdem Laurent festgestellt hatte, daß es Kartoffelarten gibt, welche der Infektion gegenüber resistent waren, konnte er diese Kartoffeln krank machen, wenn er von diesen herstammenden Scheiben den Colibacillus einimpfte, nachdem er sie vorher mit einer von diesem Bacillus erzeugten Flüssigkeit über-gossen hatte. Die natürliche Immunität, welche gewisse Kartoffelarten nicht nur gegen den Colibacillus, sondern auch gegen Fäulnis besitzen, beruht nur auf der Tätigkeit der Zellen, eine genügende Menge freier Säure sezernieren zu können. Diese Immunität verschwindet sofort, wenn die gebildete Säure neutralisiert oder die Sekretionsfähigkeit der Zellen gelähmt wird. Die Immunität der Kartoffeln wird bedeutend erhöht durch den Zusatz von Phosphaten zur Erde. Aufgesaugt von den Wurzeln regen diese Stoffe die Bildung von sauren Salzen an, deren Anwesenheit in den peripheren

Zellen die Grundlage der Immunität bildet. Bei Hinzufügung von kalihaltigen Düngerarten wird hingegen die Immunität bedeutend herabgesetzt. Auch hier handelt es sich also wieder um einen Kampf zwischen chemischen Agentien, deren Bildung von der Reizerregbarkeit und der Sekretionsfähigkeit der betreffenden Zellen bedingt wird.

Die Lichtempfindlichkeit der Pflanzen, welche ausführlich durch Massart bei einem Schimmelpilze, *Phycomyces nitens*, nachgewiesen ist, die Chemotaxis der einzelligen Lebewesen, welche durch Pfeffer zuerst bei den beweglichen Spermatozoiden der Cryptogamen studiert wurde, sowie die osmotische Reaktion sind alle so viele Funktionen der Sensibilität des Protoplasmas und sind sowohl bei den Pflanzen als bei den einzelligen Lebewesen dem psycho-physischen Gesetz von Weber-Fechner unterworfen.

Errera hat nachgewiesen, daß z. B. die osmotische Reaktion der Zellen in arithmetrischer Progression wächst, während der osmotische Reiz in geometrischer Progression ansteigt.

Aus dem vorangehenden wird man ersehen, daß sich die Lehre der Pflanzen und der niedrigsten einzelligen Lebewesen sehr einfach gestaltet. Trotzdem aber Laurent in seiner so hervorragenden Arbeit auf die großen Vorteile des Studiums der Immunität im Pflanzenreiche gewiesen hat, haben die Botaniker das Studium der Immunität etwas zurückgesetzt, trotzdem sich die Pflanzenpathologie viel früher entwickelt hat, als die Lehre von der Immunität bei Infektionskrankheiten der Menschen und der Tiere. Die gegenwärtige Lehre der Immunität bei den Menschen und den höheren Säugetieren stützt sich nicht auf das Wesen der Infektionskrankheiten bei den Pflanzen, sondern auf die Pathologie der einzelligen Lebewesen. Elias Metschnikoff hat das große Verdienst, auf den Nutzen der so einfachen Verhältnisse bei den Infektionskrankheiten der Einzelligen gewiesen zu haben.

Einige einzellige Lebewesen werden von den Zoologen zu den Tieren, von den Botanikern zu den Pflanzen gerechnet. Ein jeder, der sich mit dem Studium der Flagellaten, besonders in biologischer Hinsicht, beschäftigt hat, wird zu der Überzeugung kommen, daß es zweifellos eine neutrale Zone gibt, wo die Grenze zwischen Pflanze und Tier nicht mehr scharf gezogen werden kann und wo nicht allein eine scharfe Grenze als vollkommen nutzlos sich ausweist, sondern als schädlich für das Studium der Biologie und Immunitätslehre bezeichnet werden muß.

Einer der ersten, der genau eine Infektionskrankheit der Flagellaten beschrieben hat, war Nowakowski. Indem er nach der Ursache des völligen Verschwindens der Euglenen (*Euglena viridis* ist ein sehr häufiger Süßwasserflagellat) aus seinen Zuchtbasins suchte, konnte er beobachten, daß dieses Verschwinden geschah unter dem

Einfluß von Parasiten. Kleine bewegliche farblose Zellen, welche zur Klasse der Chytridien gehören, fixieren sich auf der Oberfläche der Euglenen, dringen in ihr Inneres und saugen ihren Inhalt auf. Daher hat man dem Chytridium den Namen *Polyphagus Euglenae* gegeben. Sobald ein Euglenenbassin von diesen niedrigen Pilzen befallen wird, verschwinden allmählich die Euglenen und zu gleicher Zeit findet eine beträchtliche Vermehrung der Parasiten statt. Es ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß gerade die Flagellaten (*Cryptomonas*, *Haematococcus*), welche nur die in der Umgebung gelösten Stoffe als Nahrung benutzen, indem sie diese aufsaugen, sich also nach Art der Pflanzen nähren, von den Parasiten befallen werden. Die Ciliaten hingegen werden nur ausnahmsweise befallen. Von großer Bedeutung wird diese Tatsache, wenn man weiß, daß gerade die Ciliaten feste Substanzen als Nahrung benutzen und verdauen können. Wohl aber findet man das parasitäre Auftreten der Chytridien bei encystierten Formen dieser Einzelligen und gerade bei diesen Formen fehlt die Verdauung fester Nahrung. Eine der Kulturen von *Paramaecium aurelia* von *Balbani* vermehrte sich während 14 Jahren und blieb bei Anwesenheit von für Flagellaten pathogenen Pilzen am Leben. Die Pilze werden ergriffen und als feste Nahrung verdaut. Bekanntlich beruht die Wasserreinigung größtenteils auf dieser intracellulären Verdauung der Infusorien im allgemeinen. Sobald die pathogenen Organismen von den Zellen aufgenommen sind, werden sie mit durchscheinenden Vakuolen umgeben. Bald füllen sich die verdauenden Vakuolen mit einer Flüssigkeit von saurer Reaktion. Fügt man an verdauenden Infusorien ein wenig von dem von Ehrlich eingeführten Neutralrot in wässriger Lösung hinzu, so färben schon nach einigen Minuten die Vakuolen sich rot. Tötet man jetzt die Infusorien, so verschwindet diese Farbe, indem die Säure der Vakuolen durch das alkalisch reagierende Protoplasma der Zelle völlig neutralisiert wird.

Während der Verdauung kann man bei vielen Infusorien wahrnehmen, daß die Parasiten infolge Protoplasmaströmungen, durch den fremden Reiz entstanden, hin und her bewegt werden.

Die intracelluläre Verdauung geschieht bei den Infusorien durch ein Ferment, das mit großer Wahrscheinlichkeit zu den proteolytischen gerechnet werden muß. Nun hat man festgestellt, daß dieses Ferment seine Wirkung in deutlich sauren Medien ausübt. In vitro hat man seine Wirkung nicht verfolgt. Alle im Laboratorium *Metschnikoff's* unternommenen Versuche, eine verdauende Flüssigkeit aus den Zellen zu extrahieren, sind völlig fehlgeschlagen.

Wie wir später bei den Fermenten sehen werden, ist es sehr wahrscheinlich, daß das Ferment der Infusorien nur als eine unwirksame Vorstufe in der Zelle anwesend ist und im Augenblick der Verdauung nur in solcher Quantität sezerniert wird, als zur Digestion

der aufgenommenen Nahrung notwendig ist. Im Jahre 1901 hat Mouton aus einer Agarkultur von Amöben ein Ferment isoliert und dessen Eigenschaften genauer studiert. Als Reiz für die Sekretion des Fermentes wurden Colibazillen benutzt. Sobald die Colibazillen von den Amöben aufgenommen waren, wurden diese in Wasser suspendiert und zentrifugiert. Der Niederschlag wurde mit Glycerin extrahiert. Ein mit Alkohol entstandenes Präzipitat war in Wasser löslich und übte deutlich verdauende Eigenschaften auf albuminoide Substanzen aus. Gelatine wird von diesem Fermente verflüssigt, gewonnenes Eiweiß leicht angegriffen. Das Ferment gehört also zu den proteolytischen. Der allgemein benutzte Namen Amöbendiastase ist daher nicht gut und leicht imstande, zu Mißverständnissen zu führen.

Die Einzelligen verdanken ihre Immunität gegen Pilze und Bakterien hauptsächlich folgenden Faktoren: 1. Positive und negative Chemotaxis; 2. das Vermögen, ihre Feinde aufnehmen zu können; 3. die Fähigkeit, ein proteolytisch wirkendes Ferment sezernieren zu können. Außerordentlich schön wird die positive und negative Chemotaxis demonstriert durch die Untersuchungen von Salomonsen, welcher feststellte, daß Ciliaten, welche in die Nähe kamen von Stammverwandten, welche durch irgend welche Infektion zugrunde gegangen waren, sofort eine negative Chemotaxis zeigten und sich schnell von denselben entfernten. Alle oben genannten Faktoren bilden zusammen die natürliche Immunität der einzelligen Lebewesen gegen pathogene Mikroorganismen. Ob unter Umständen eine erworbene Immunität besteht, kann noch nicht mit Sicherheit gesagt werden. Wie wir später sehen werden, besteht das Wesen der erworbenen Immunität in der Produktion gewisser Antistoffe, besonders denen, welche imstande sind, die krankmachenden Mikroorganismenprodukte zu neutralisieren. Jetzt wird wohl fast allgemein angenommen, daß nur die Tiere zur Produktion dieser Antistoffe geeignet sind, welche bei Einführung genügend großer Dosen der Infektion unterliegen. Die niederen Tiere im allgemeinen nun werden nur ausnahmsweise durch diese toxisch wirkenden Produkte vergiftet, sind also auch nicht imstande, Antistoffe zu produzieren. Unter Bakterientoxin versteht man (ihre chemische Struktur ist uns völlig unbekannt) mit Ehrlich die durch Filtration von giftsezernierenden Mikroorganismen befreitem Nährböden. Gengou nun hat nachgewiesen, daß Infusorien in solchen filtrierten Nährböden herumschwimmen, ohne in irgend welcher Weise geschädigt zu werden. Da Gengou seine Versuche bei Zimmertemperatur ausführte und gerade bei dieser Temperatur die genannten Gifte nur schwach wirken, hat Frau Metschnikoff die Einwirkung des Blutserums der Aale auf Paramäcien untersucht. Das Aalserum wirkt sowohl bei warmblütigen wie bei kaltblütigen Vertebraten ungefähr wie ein Bakterientoxin. Bei den

Paramäcien aber konnten schädliche Wirkungen nicht konstatiert werden. — Weiter wurde von Gengou festgestellt, daß viele Hefen und Bakterien sehr gut gedeihen bei Anwesenheit von Toxinen pathogener Mikroorganismen, z. B. von Diphtherie- und Tetanustoxinen.

Es gibt aber Stoffe, welche sehr giftig auf die niederen Organismen einwirken. Impft man einen festen Nährboden, Agar oder Gelatine, z. B. mit bakterienhaltigem Material, dann entwickeln schon nach einigen Stunden sich die Mikroorganismen zu makroskopisch sichtbaren Kolonien. Diese Entwicklung sieht man aber nicht vor sich gehen, wenn man vorher den Nährboden während einigen Tagen mit Blutserum übergossen hatte. Nicht nur übt das Blutserum eine hemmende Wirkung aus, in vielen Fällen kann man auch ein Abtöten der Mikroben wahrnehmen. Von von Behring wurde im Jahre 1888 entdeckt, daß das Blutserum der Ratte nicht nur die Entwicklung von Milzbrandbazillen hemmen kann, sondern auch imstande ist, eine große Anzahl von diesen Mikroorganismen zu töten und zur Auflösung zu bringen. Sawtchenko und Danysz haben diese Tatsache genauer studiert und gefunden, daß man durch successive Kultivierung, also durch den Nährboden immer mehr Rattenserum zuzufügen, Milzbrandbazillen auf reinem Rattenserum züchten kann. Wir werden sehen, daß es sich hier um eine sehr einfache Form von erworbener Immunität handelt, welche auf der Steigerung einer normalen Funktion der Milzbrandbazillen beruht. Diese Mikroorganismen produzieren in ihre Nährböden eine gewisse Menge Schleim, welcher die Eigenschaft hat, die baktericide Kraft des Rattenserums dem Milzbrandbacillus gegenüber bedeutend herabsetzen zu können. Auf Rattenserum, oft auch im Peritonealexsudate, umgeben sich nun die Bazillen mit einer dicken Schleimhülle, welche die Gifte des Rattenserums unschädlich machen. (Fig. 1.) Diese Form der erworbenen Immunität besteht also nach Danysz daraus, daß die Mikroorganismen die Fähigkeit erlangt haben, mehr Schleim zu produzieren, als unter normalen Umständen. Nach Metschnikoff übt auch das Blut der Eidechse, eines gegen Milzbrand sehr widerstandsfähigen Tieres, auf den Mikroben denselben Reiz zur Schleimproduktion aus. Der Streptococcus, der unter normalen Umständen ohne Schleimhülle wächst, umgibt sich im Blute des immunen Meerschweinchens mit einer sehr reichen Schleimhülle. Bekanntlich wird das Hauptverteidigungsmittel der Pflanzen gebildet durch die Fähigkeit, Membranschichten bilden zu können. Diese Erscheinung bemerkt man ab und zu bei Tuberkelbazillen im tierischen Organismus, welche sich bei genügendem andauernden Reiz mit einer ganzen Serie von Hüllen umgeben.

Typhusbazillen und Choleravibrionen wachsen, wenn sie daran nicht gewöhnt sind, gar nicht im Kaninchenblut. Man kann sie aber durch vorsichtige Zufügung allmählich steigender Dosen Kaninchen-

serums an den Nährboden an die baktericide Substanz dieses Blutes gewöhnen. Es ist weiter eine bekannte Tatsache und für das Studium der Immunität von großer Bedeutung, daß die verschiedenen Fermente, besonders die, welche unter normalen Verhältnissen durch die Schleimhäute fortwährend sezerniert werden, sehr bedeutende baktericide Wirkung ausüben können. So ist es bekannt, daß Typhusbazillen schlecht oder gar nicht wachsen, wenn man ihrem Nährboden eine geringe Quantität Pankreatin zufügt. Colibazillen, welche konstant in dem Darm des Menschen und der Säugetiere vorkommen, wachsen hingegen sehr gut bei Anwesenheit dieses Fermentes. Man hat in

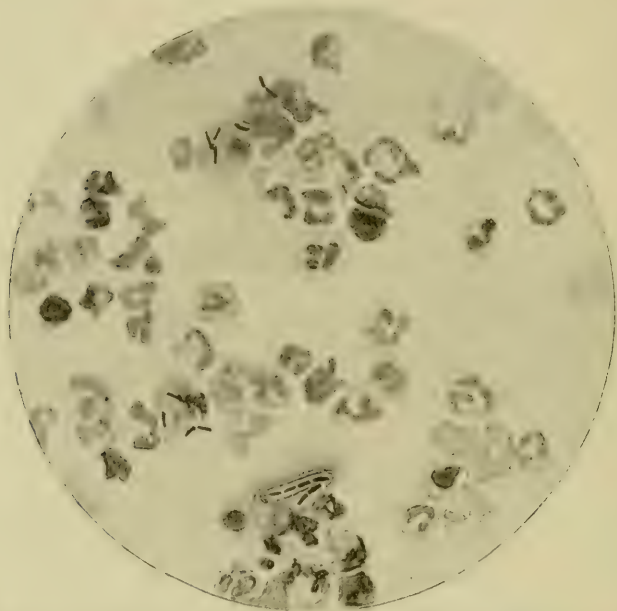


Fig. 1. Milzbrandbazillen mit Schleimhüllen im Peritonealexsudat einer Ratte.

den Fermenten also ein sehr gutes Hilfsmittel, um diese in so vielen Hinsichten so übereinstimmenden Mikroorganismen voneinander zu unterscheiden. Bringt man in den untersten Teil eines rechtwinklig umgebogenen Röhrchens Nährbouillon, welche ein wenig Pankreatin enthält und füllt man den oberen Teil mit gewöhnlicher Nährbouillon, so bekommt man sehr verschiedene Resultate, wenn man solche Röhrchen mit Typhus- oder mit Colibazillen impft. Die Colibazillen kommen in der ganzen Kulturflüssigkeit zur Entwicklung, die Typhusbazillen nur im pankreatinfreien Teil. Die Ursache dieser Erscheinung ist klar. Das Pankreatin übt auf die Typhusbazillen einen schädlichen Reiz aus und durch negative Chemotaxis bewegen und

entwickeln sie sich nur im pankreatinfreien Teil. Impft man aber mit Typhusbazillen, welche man allmählich an die Anwesenheit von Pankreas gewöhnt hat, so gelingt es leicht, sie auch in dieser pankreatinhaltigen Flüssigkeit zur Entwicklung zu bringen. Bei der erworbenen Immunität der Mikroorganismen handelt es sich also hauptsächlich um folgende drei Faktoren: 1. Das Vermögen der Schleimhautproduktion. 2. Die negative Chemotaxis. 3. Die allmähliche Gewöhnung an sonst tödlich einwirkende Gifte verschiedener Art. Diese Gewöhnung der einzelligen Lebewesen haben wir bereits bei den Flagellaten gefunden, welche bei sehr langsamer Steigerung der Konzentration in einer zweiprozentigen Traubenzuckerlösung am Leben bleiben. Bei den Protozoen findet man etwas ähnliches. Man weiß, daß man in Salz- und Süßwasser dieselben Protozoenarten antrifft und daß man Infusorien und Amöben daran gewöhnen kann, Mengen Kochsalz zu ertragen, welche vorher tödlich einwirkten. Davenport und Neal haben gefunden, daß *Stentor*, welcher während zwei Tagen in einer 0.00005prozentigen Sublimatlösung gelebt hat, eine Immunität gegen dies Gift erwerben, welche der vierfach tödlichen Giftdosis für nicht vorbehandelte Tiere gleich ist. Auch andere chemische Gifte, wie z. B. Chinin, üben eine immunisierende Wirkung aus. Kossiakoff hat bei verschiedenen Mikroorganismen dieselbe Erscheinung festgestellt gegenüber verschiedenen Antiseptica, wie Borax, Borsäure, Sublimat. Doch muß man einen Unterschied machen zwischen der Gewöhnung an Gifte bakteriellen Ursprungs, wie die echten Bakterientoxine und den Anpassungserscheinungen der Mikroorganismen an die verschiedensten mineralischen Gifte. Ausnahmsweise wird der Mechanismus derselbe sein. Danysz z. B. hat gezeigt, daß der Milzbrandbacillus bei der Gewöhnung an arsenige Säure ebenso eine schleimige Hülle sezerniert, als wenn man die Mikrobe auf Rattenserum zur Entwicklung bringt. Die Gewöhnung an Salzlösungen mit niederer oder stärkerer Konzentration geschieht am meisten durch die schon beschriebene Regulierung des osmotischen Druckes. — Von der Gewöhnung an starke Protoplasmagifte wie das Sublimat und die arsenige Säure muß man gestehen, daß diese uns noch ziemlich unbekannt ist. Bei der Besprechung der Fermente werden wir sehen, daß die Gewöhnung an Toxine und andere nach der Art der Fermente wirkende Produkte auf eine Art Akkomodation der Zelle zurückzuführen ist. Auf den geringen nicht tödlichen Reiz reagiert der Organismus mit der Produktion von Antistoffen, welche geeignet sind, die schädlichen Produkte in nachweisbarer Menge zu neutralisieren. — Entfernt man diese toxisch wirkenden Substanzen, so verschwindet natürlich auch der Reiz zur Produktion der Antistoffe und allmählich bleibt denn auch diese Produktion aus. Daß es gelingt, den Organismus höherer Tiere

und Menschen zur Sekretion dieser Antistoffe gegenüber chemischen Giften, wie z. B. Arsenicum, zu zwingen, ist niemals unzweideutig bewiesen.

Viel komplizierter als bei den einzelligen Lebewesen und den Pflanzen gestalten sich die Verhältnisse beim Studium der Immunität im Tierreiche. Bei den Wirbeltieren und beim Menschen ist die natürliche Immunität gegen viele Krankheitserreger eine sehr verbreitete Erscheinung. Die akuten Exantheme (Scharlach, Masern), der exanthematische Typhus sind Krankheiten, wovon die Tiere nicht befallen werden. Mit Ausnahme der anthropoiden Affen wurde ebenso bisher Syphilis nicht bei den Tieren beobachtet. Umgekehrt besitzt der Mensch eine natürliche Immunität gegen verschiedene spezifische Infektionskrankheiten, welche nur bei den Tieren vorkommen.

Es ist eine sehr bekannte Tatsache, daß saprophytische Mikroorganismen bei Tieren, in die Blutbahn eingeführt, innerhalb kurzer Zeit zugrunde gehen. Die Annahme lag vor, sie werden mit den Exkreten aus dem Organismus befördert. Daher nahm man an, daß der Organismus sich dieser Mikroben entledigt wie der verschiedensten Gifte, von denen einige durch die Nieren, andere durch den Darm ausgeschieden werden. Die Untersuchungen von Opitz und Metin aber haben erwiesen, daß die gesunden Organe die Mikroorganismen nicht passieren lassen. Das Auftreten von Bakterien im Urin bei einigen Infektionskrankheiten findet denn auch immer seine Ursache in einer vorangegangenen Entzündung der Nieren. Bei sehr genauer Untersuchung findet man in dergleichen Fällen nebst den Mikroorganismen stets Produkte, welche auf eine Entzündung der Exkretionsorgane hinweisen. Unter normalen Verhältnissen, wenn also keine Entzündung der genannten Organe auftritt, gehen die eingespritzten Mikroorganismen innerhalb des Körpers zugrunde. Jetzt zweifelt man nicht mehr daran, daß im Blute Mikroorganismen vernichtet werden. Diskutiert wird aber noch immer, in welcher Weise diese Vernichtung vor sich geht. Der größte Teil der französischen Immunitätsforscher folgt noch immer dem großen Vertreter von der Lehre der sog. intracellulären Verdauung, deren Begründer Elias Metschnikoff ist. Die Lehre Metschnikoff's spielt eine so wichtige Rolle bei der Immunitätsforschung, daß man bei einer Darstellung der Infektions- und Immunitätslehre, welche einige Genauigkeit beansprucht, nicht umhin kann, die wichtigsten Grundsätze dieser Lehre anzugeben.

Metschnikoff gründet seine Lehre auf Vorgänge, welche wir schon bei den Einzelligen beschrieben haben. Gerade wie die resistenten Protozoen die Mikroorganismen in sich aufnehmen und sie innerhalb einer Vakuole bei Anwesenheit saurer Reaktion durch ihre proteolytischen Fermente verdauen, ebenso werden die eingedrungenen Keime innerhalb des Organismus der höheren Tiere im

Innern bestimmter Zellen aufgenommen und zerstört. (Fig. 2 bis 6.) Diese Zellen, die Leukocyten, haben große Ähnlichkeit mit den Ein-



Fig. 2. Phagocyten, einzelne mit Pseudopodien, mit verschiedenen aufgenommenen Mikroben, zum Teil in Digestionsvakuolen. Verschiedene Stadien der Phagocytose.
 1 Streptokokken. 2 Gonokokken. 3, 4, 5 verschiedene Diplokokken.
 6, 7, 8 Bazillen.



Fig. 3. Präparat aus der Milzpulpa eines infizierten Kaninchens. Normale Anthraxfäden und in Granula zerfallene Bakterien in verschiedenen Stadien.

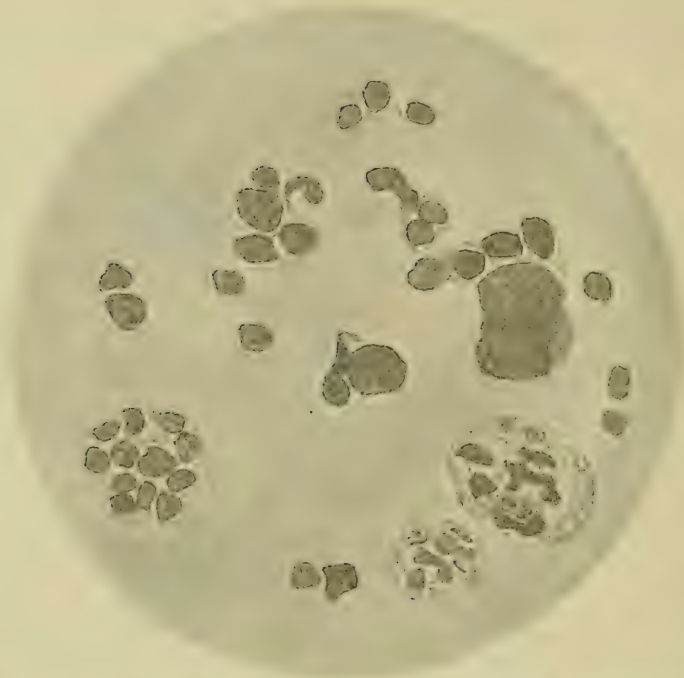


Fig. 4. Miltbrandbazillen, aufgenommen von Phagocyten im Peritonealexsudat eines infizierten Kaninchens.

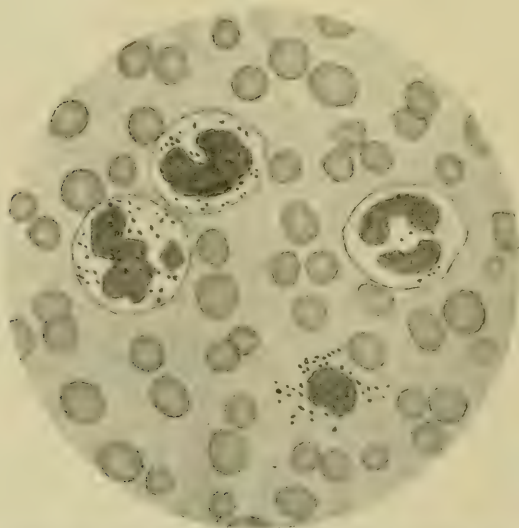


Fig. 5. Rote Blutkörperchen und große polynukleäre Leukocyten mit Bakterien-granulationen. Blut eines mit pneumonischem Virus infizierten Kaninchens.
(Nach Pane.)

zelligen. Es sind mobile Zellen, welche deutlich positive und negative Chemotaxis zeigen, mittels Pseudopodien die Mikroorganismen ergreifen und die Fähigkeit der Fermentproduktion besitzen. In derselben Weise werden nach den Vorstellungen Metschnikoff's die verschiedensten zelligen Elemente innerhalb des tierischen Organismus zerstört. Um die Vorgänge der intracellulären Verdauung genauer kennen zu lernen, hat Metschnikoff an vielen Tieren experimentiert. Spritzt man einen Tropfen defibrinierten Gänsebluts einer Weinbergschnecke unter die Haut, so verbreiten sich die roten Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit. Am nächsten Tage sind sie größtenteils in die Leukocyten aufgenommen und zeigen schon bedeutende Veränderungen.

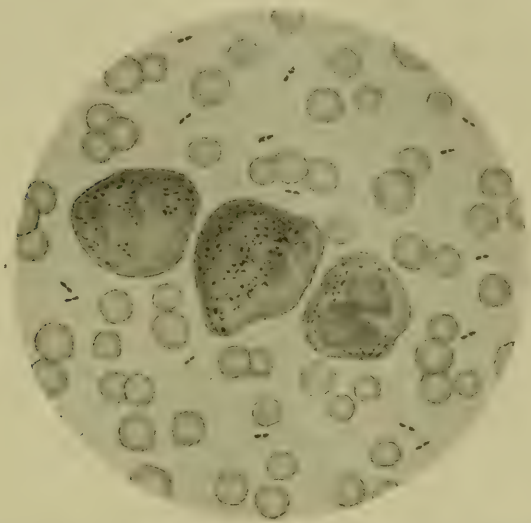


Fig. 6. Rote Blutkörperchen, zwischen welchen Diplokokken und Phagocyten mit Mikrobengranulationen. (Herzblut eines infizierten Kaninchens.)

Indem ihre Form rund und ihre Membran permeabel wird, bilden die aufgezehrten Blutkörperchen Vakuolen, worin man den gelösten Blutfarbstoff findet. Viele Kerne verlieren ihren Inhalt und behalten nur noch ihre Hülle, welche mit der Membran der Blutkörperchen den Leukocyten großen Widerstand entgegensetzen und noch lange nach der Aufnahme in den Zellen gefunden werden können. Ähnliche Vorgänge beobachtete Metschnikoff bei den Fischen, besonders bei den Goldfischen (*Cyprinus auratus*). Injiziertes Meerschweinchenblut wurde weder in der Peritonealflüssigkeit noch in der Blutflüssigkeit verändert. Wohl aber wurden die Blutkörperchen von den Leukocyten ergriffen und völlig verdaut. Die schnellere und weiter fortgesetzte Verdauung durch die *Cyprinus*leukocyten, im Gegensatz zu der der Weinbergschnecke beruht nach Metschnikoff einerseits

auf der geringen Widerstandsfähigkeit der Meerschweinchenblutkörperchen, andererseits auf der höheren Verdauungskraft der Fischleukocyten.

Wiederholt man die Einspritzungen einige Male, nach Metschnikoff's eigenen Angaben wenigstens dreimal, so bekommt nicht nur die Peritonealflüssigkeit, sondern auch das Blutserum die Fähigkeit, die roten Blutzellen zur Lösung zu bringen. Weil die Auflösung jetzt in derselben Weise vor sich geht, wie im Innern der Leukocyten und die lösende Kraft dieser Flüssigkeiten im Anschluß an die intracelluläre Verdauung erworben wird, hält Metschnikoff es für wahrscheinlich, daß die lösende Substanz im Serum und Peritonealflüssigkeit ein von den Leukocyten stammendes Ferment ist. Ungefähr dieselben Erscheinungen, welche Metschnikoff bei den Wirbellosen und den *Cyprinus auratus* beobachtete, waren schon im Jahre 1870 durch Langhans beim Menschen, Säugetieren und Vögeln beschrieben. Entsteht irgendwo in der Haut, in dem Gehirn ein hämorrhagischer Herd, so findet man bald nach der Blutung die roten Blutkörperchen in Zellen eingeschlossen. Langhans verursachte bei Tauben, Kaninchen und Meerschweinchen Blutungen im Unterhautbindegewebe. Stets folgte der Blutung eine exsudative Entzündung, wobei die weißen Blutkörperchen herantraten, um die roten in sich aufzunehmen. Der weitere Verlauf der Verdauung dieser Zellen war ungefähr derselbe, wie beim *Cyprinus* beschrieben wurde. Die verdauenden Zellen werden von Metschnikoff Phagocyten genannt. Auf Grund der klassischen Untersuchungen Ehrlich's unterscheidet Metschnikoff zwei Arten von Phagocyten, welche nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch verschieden sind. In seinem Werke über die Anämie unterscheidet Ehrlich mit Lazarus große mononukleäre Leukocyten und Zellen mit polymorphem Kern: früher nannte man diese mangelhaft polynukleäre Leukocyten. Physiologisch sind diese Phagocyten verschieden, insoweit die mononukleären, von Metschnikoff Makrophagen genannt, mehr zur Verdauung zelliger Elemente geeignet sind, die polynukleären, Mikrophagen genannt, mehr zur Verdauung verschiedener Mikroorganismen.

Die Resorption zelliger Elemente kann man in folgender Weise demonstrieren: Spritzt man Säugetieren rote Blutkörperchen niederer Wirbeltiere ein, am besten gelingt der Versuch, wenn man in die freie Bauchhöhle injiziert, so findet man einige Zeit nach der Einspritzung eine große Menge Makrophagen, daneben aber auch Mikrophagen. Während die letzteren die roten Blutkörperchen nur ausnahmsweise aufnehmen, zeigen die Makrophagen eine deutliche Chemotaxis. Im großen und ganzen geht die Reaktion in folgender Weise vor sich: Sofort nach der Injektion der roten Blutzellen verschwinden die in der Bauchhöhle unter normalen Umständen stets

anwesenden Leukocyten fast völlig; größtenteils kann man sie in den Falten und Lymphgefäßen des Bauchfells zurückfinden. Die einzelnen noch anwesenden sind stark geschädigt und zeigen ebensowenig positive wie negative Chemotaxis. Sie verlieren ihre Beweglichkeit und gelangen bald zur Lösung. Diese Erscheinung nennt man Phagolyse. Der Anfang der Reaktion wird also stets eingeleitet durch eine negative Chemotaxis seitens der meisten Leukocyten und eine positive seitens der Hinterbliebenen. Bald aber kehren die Leukocyten in die Bauchhöhle zurück, zeigen also deutlich positive Chemotaxis. 2 bis 3 Stunden nach ihrem Eintritt strecken die Makrophagen kleine Pseudopodien aus und verkleben sich damit an den roten Blutkörperchen. Nach 5 bis 6 Stunden sieht man viele Zellen in den Makrophagen liegen, von denen es eine Anzahl gibt, welche mehr als 20 Erythrocyten enthalten. Färbt man einen Tropfen der Peritonealflüssigkeit mit dem Ehrlich'schen Neutralrot, so sieht man, daß der Kern und der Kerninhalt der aufgenommenen roten Blutkörperchen sich rot färben, während die, welche noch in der freien Peritonealflüssigkeit umherschwimmen, ihre normale gelbe Farbe beibehalten haben. Die aufgenommenen Blutzellen werden immer weiter verdaut, das Hämoglobin diffundiert in das Innere des Makrophagen und wird teilweise wieder ausgestoßen.

Das Stroma wird schnell verdaut, während hingegen der viel resistendere Kern sich erst in mehrere Fragmente teilt, um später auch der Verdauung anheimzufallen. Will man die Kernverdauung weiter verfolgen, dann muß man das Versuchstier töten, denn nach 3 bis 4 Tagen enthält die Peritonealflüssigkeit keine verdauenden Makrophagen mehr. Diese haben sich in den Mesenterialdrüsen, in der Leber und in der Milz zurückgezogen, um die Verdauung fortzusetzen. Man erkennt sie leicht, wenn man nur auf die verschlungenen roten Blutkörperchen achtet. In der Leber haben die großen mononukleären Zellen deutliche Fortsätze und haben also in diesem Stadium große Ähnlichkeit mit den sog. Kupffer'schen Zellen. Mit Recht meint Metschnikoff denn auch, daß diese Zellen nichts anderes vorstellen, als in die Lebergefäße eingewanderte weiße Blutkörperchen. Dieselben Erscheinungen, welche wir oben bei der Verdauung roter Blutkörperchen beschrieben haben, kann man auch wahrnehmen, wenn man anstatt roter Blutkörperchen weiße injiziert und im allgemeinen bei der Injektion der meist verschiedenen zelligen Elemente. Spritzt man Stierspermatozoiden wilden Kaninchen in die Bauchhöhle, so werden diese beim Auftreten der positiven Chemotaxis aufgenommen. Sehr oft sieht man, daß diese Aufnahme im lebenden Zustande vor sich geht. Die schon mit ihrem Kopf aufgenommenen Spermatozoen zeigen noch deutlich aktive Bewegungen. Dieser wird am ersten verdaut, sodann folgen Mittelteil und Schwanz. Schon

früher hatte Metschnikoff nachgewiesen, daß die Darmzellen der Planarien und Actinien auch imstande sind, rote Blutkörperchen aufzunehmen und in ähnlicher Weise zu verdauen, wie die Makrophagen der Säugetiere. Mazerierte Mesenterialfilamente der Actinien verursachen auch im Reagenzglas eine künstliche Verdauung. Darnach wurde von Metschnikoff festgestellt, daß auch die mazerierten Organe, welche die Bildungsstätten der Makrophagen sind, nämlich die Lymphdrüsen des Mesenteriums, die Drüsen des Netzes und der Milz, gleichfalls außerhalb des Körpers Erythrocyten zur Lösung bringen können. Die Drüsen des Netzes rufen die Auflösung konstant hervor, das Extrakt der Mesenterialdrüsen zeigt sehr häufig auflösende Kraft, das der Milz nur in einer beschränkten Zahl von Fällen. Die Auflösung geschieht also durch ein bei Mazeration frei werdendes Ferment, das ungefähr in derselben Weise wirkt, wie das verdauende Darmferment der Actinien. Es wird nach den Untersuchungen von Tarrassewitsch in den makrophagenbildenden Organen besonders bei Hunden und Kaninchen gefunden. Nach Filtration der verriebenen Organe wird es nach einer $\frac{3}{4}$ stündigen Erhitzung auf 55.5° seiner Wirkung beraubt. Metschnikoff hat dieses Ferment Makrocytase genannt. Unter Cytase hat man im allgemeinen ein zellenverdauendes lösliches Ferment zu verstehen.

Das Auflösen von Blut unter dem Einfluß im Serum anwesender Stoffe war schon längst bekannt. Diese Tatsache wurde festgestellt, als man die Krankheitserscheinungen, welche bei Menschen entstanden, denen man defibriniertes Blut von Säugetieren injizierte, genauer studierte. Man fand als Ursache dieser Erscheinungen, daß die roten Blutkörperchen des Menschen bei der Transfusion zusammengeballt und gelöst werden. Die Zusammenballung nennt man Agglutination, die Auflösung Hämolyse. Genau wurde die hämolytische Wirkung verschiedener Sera zum ersten Male von Buchner studiert. Buchner nennt diese hämolytisch wirkenden Stoffe Alexine. Ebenso wie die Wirkung der Makrocytase wird auch ihre Wirkung bei Erwärmung während einer Stunde bei 56° zerstört. Mit der Erkenntnis der Hämolyse fängt ein Kapitel aus der Immunitätslehre an, dessen Studium von entscheidendem Einfluß für die ganze Infektions- und Immunitätslehre gewesen ist.

In einem Beitrage: „Zur Physiologie und Pathologie der roten Blutscheiben“ (Charité-Annalen, Bd. 10) hat Ehrlich gezeigt, daß die Auflösung der roten Blutkörperchen durch alle Agentien (mechanischer, thermischer oder chemischer Art) herbeigeführt wird, welche protoplasmatisch tödend wirken. Mit isotonischen Verhältnissen hat dieser Vorgang nichts zu tun, da er bei zahlreichen Blutgiften, Veratrin, Solanin, Sublimat, schon bei so starken Verdünnungen erfolgt, daß die Konzentrationsverhältnisse der Zwischenflüssigkeit gar nicht be-

einflußt werden. Die gewöhnlichen Blutgifte, wie z. B. die Aldehyde und aromatischen Amine, sind chemisch scharf definierte Substanzen. Daneben gibt es Blutgifte von chemisch unbekannter Struktur und andere Derivate, am meisten echte Sekretionsprodukte tierischer und pflanzlicher Zellen. Hierzu gehören verschiedene Phytalbumosen, wie das Ricin, Abrin, Crocin, Phallin, Bakteriensekrete, wie das Tetanolyisin und das Staphylolyisin, resp. die lösenden Sekretionsprodukte der Tetanusbazillen und der Staphylokokken; giftige Tiersekrete, wie die verschiedenen Schlangengifte. Die Methodik der Hämolyisinuntersuchungen ist ziemlich einfach und von Morgenroth in den gesammelten Arbeiten zur Immunitätsfrage, herausgegeben von Ehrlich, ausführlich beschrieben worden. Man benützt eine 5prozentige Aufschwemmung von geschlagenem, also defibriniertem Blut in physiologischer Kochsalzlösung (0,85 Proz.) und beschickt eine Reihe von Röhren mit 2 ccm dieser Emulsion. Dann werden steigende Mengen der betreffenden Giftlösungen zugeführt. In manchen Fällen kann man schon nach kurzer Zeit die beiden Fundamentalwerte bestimmen, einerseits die gerade komplett lösende Dosis, andererseits die Dosis, welche keine schädigende Wirkung mehr ausübt. Bisweilen sieht man anstatt der Hämolyse ein Zusammenballen (Agglutination) der Zellen auftreten. Durch diese Agglutination werden die Bedingungen der Diffusion des Hämolyisins in dem zusammengeballten Haufen viel ungünstiger. Verbessert man die Bedingungen durch kräftiges Schütteln der Emulsion, so tritt in den meisten Fällen nach einiger Zeit die Hämolyse ein. — Die Untersuchungen Buchner's, wobei er feststellte, daß im Blute einer bestimmten Tierart Stoffe vorkommen, welche durch eine verdauende Wirkung die roten Zellen einer anderen Tierart zur Lösung bringen können, wurden von Bordet bestätigt. Dieser gelang zu der Überzeugung, daß die hämolytisch wirkenden Alexine Buchner's verschiedener Tierarten untereinander verschieden sind. Die Alexine lösen verschiedene Blutkörperchen, aber nicht stets dieselben. Nachdem schon früher Belfanti und Carbone gezeigt hatten, daß das Blutserum einer bestimmten Tierart, wovon ein Tier mit einer Emulsion von roten Blutkörperchen einer anderen Art eingespritzt wurde, eine hohe Giftigkeit für die Blutkörperchen der ersten Art erlangt, zeigte Bordet, daß die Giftigkeit des Blutes auf der Entstehung typischer Hämolyse im Blute des behandelten Tieres beruht, daß also diese Giftwirkung, wie Ehrlich sich ausdrückt, in corpore die Fähigkeit einer spezifischen Hämolyse in vitro entspricht.

Bordet behandelte Meerschweinchen mit wiederholten Injektionen von in physiologischer Kochsalzlösung suspendierten roten Blutkörperchen von Kaninchen. Während das Serum normaler Meerschweinchen keine Auflösung von Kaninchenblut bewirken kann, löst

das Serum derartiger behandelter Tiere Kaninchenblut schnell und mit großer Intensität auf. — Die entstandene hämolytische Substanz ist ziemlich spezifisch, d. h.: Meerschweinchenserum von mit Kaninchenblut behandelten Tieren löst nur Kaninchenblut mit großer Intensität auf, bekommt aber oft, wiewohl eine viel geringere hämolytische Wirkung gegenüber dem Blute nahe verwandter Tiere. Erwärmt man das Meerschweinchenserum auf 56°, so verschwindet die hämolytische Wirkung. Das erhitzte Serum gewinnt aber sofort seine spezifische Wirkung zurück, wenn man etwas normales Serum, Peritonealflüssigkeit, welche an sich selbst nicht lösend wirken, zufügt, das inaktive Serum wird also durch normales Serum oder durch normale Körperflüssigkeiten wieder aktiviert. Fügt man inaktives, also erwärmtes Serum, von vorbehandelten Meerschweinchen an eine Emulsion von roten Blutkörperchen zu, dann sieht man, daß diese agglutiniert werden. Bei kräftigem Schütteln dieser agglutinierten Blutkörperchen tritt keine Hämolyse ein. Nebst dem Hämolysin war also auch ein Agglutinin entstanden, das aber durch Erhitzen auf 56° nicht inaktiviert wurde. Bordet hat also festgestellt, daß die Hämolsine, welche als Reaktionsprodukte entstehen, keine einheitliche Substanzen, sondern komplexer Natur sind. Sie besitzen eine thermostabile und thermolabile Gruppe.

Daß die Lösung der roten Blutkörperchen und wie wir später sehen werden im allgemeinen die Zerstörung aller Zellen durch als Reaktionsprodukte auf Einbringung dieser Zellen entstehenden Stoffe bewirkt wird, darüber stimmen alle Forscher gegenwärtig überein. Ebenso besteht kein Streit mehr darüber, daß diese Reaktionsprodukte komplexer Natur sind und durch das Zusammenwirken von zwei Substanzen die Zerstörung herbeiführen. — Die Vorstellung aber der verschiedenen Autoren von der Wirkung der thermostabilen Substanz und die Lokalisation der thermolabilen im lebenden Tiere ist noch immer sehr verschieden.

Nachdem so das Zusammenwirken zweier Substanzen bei der Hämolyse festgestellt war, haben besonders Ehrlich und sein Mitarbeiter Morgenroth versucht, den feineren Mechanismus dieses Vorganges zu studieren. Sie erhitzen ein spezifisch hämolytisch wirkendes Serum auf 56°, wodurch es seine Wirksamkeit verlor. Dann wurde dem Serum eine Menge der spezifischen roten Blutkörperchen zugesetzt, welche agglutiniert wurden, ohne daß die Hämolyse eintrat. Nach Abcentrifugierung der agglutinierten roten Blutkörperchen zeigte das obenstehende Serum keine Spur hämolytischer Wirkung, d. h. es ist nicht mehr imstande, bei Hinzufügung von frischem nicht erhitztem Serum (thermolabile Substanz) die roten Blutkörperchen aufzulösen. Bei Hinzufügung aber der abcentrifugierten Zellen zu dem frischen Serum tritt sofort die Hämolyse ein.

Durch diesen fundamental wichtigen Versuch war also gezeigt, daß die roten Blutkörperchen die thermostabile Substanz quantitativ binden können. Mischt man aber die sensibilisierten roten Blutkörperchen bei einer Temperatur von 0° mit normalem Serum, so bleibt ebenfalls die Hämolyse aus. Erwärmung der Mischung auf 30° genügt zum sofortigen Eintritt der Lösung. Aus diesen Versuchen zogen Ehrlich und Morgenroth den Schluß, die thermostabile Substanz hämolytisch wirkender Sera besitze zwei verschiedene Affinitäten; die stärkere derselben ist diejenige zu den roten Blutkörperchen, die schwächere ist diejenige zu der thermolabilen Substanz, denn sie kommt nur bei höherer Temperatur zustande. Ehrlich nimmt im Molekül der thermostabilen Substanz zwei bindende Gruppen an. Die eine verbindet dieses Molekül mit dem Blutkörperchen, die zweite Gruppe bindet die thermolabile Substanz und bringt dieselbe so an das rote Blutkörperchen. — Früher nannte Ehrlich die thermostabile Substanz der Immunsera Immunkörper, die der natürlich hämolytisch wirkenden Sera Zwischenkörper. Jetzt benutzt der Forscher, um ihre Herkunft und Wirkungsweise zu kennzeichnen, den Namen „Amboceptor“, welcher nötigenfalls noch durch die Bezeichnung natürliche oder immunisatorische näher präzisiert werden kann. — Bordet hingegen hat die Auffassung, daß die thermostabile und die thermolabile Substanz niemals eine Verbindung miteinander eingehen. Er glaubt vielmehr, daß der Ehrlich'sche Amboceptor auf die roten Blutkörperchen eine gewisse Reizkraft ausübt, ohne welche die thermolabile Substanz seine lösende Wirkung nicht ausüben kann. Auch Nollf ist der Meinung, daß der Amboceptor bei der Lösung dieselbe Rolle spielt, wie die Beize bei der Färbung. Bordet stützt weiter seine Auffassung auf die Tatsache, daß die Aufnahme der thermolabilen Substanz durch die mit Amboceptoren überladenen Erythrocyten nicht nach den Elementargesetzen chemischer Reaktionen vor sich geht. Weil also der Amboceptor das rote Blutkörperchen geeignet macht für die Einwirkung der thermolabilen Substanz, nennt Bordet ihn „Substance sensibilisatrice“ oder kurz „Sensibilisator“.

Metschnikoff hat in den Vordergrund gestellt, daß die Blutzellen niemals von der thermolabilen Substanz an sich gelöst werden und nennt ihn, um alle Mißverständnisse vorzubeugen, „Substance fixatrice“ oder einfach Fixateur anstatt des früher von ihm gebrauchten Ausdrucks Philocytase. Sowohl Metschnikoff, Buchner und Bordet wie Ehrlich und Morgenroth schreiben der thermolabilen Substanz die Wirkung eines verdauenden Fermentes zu. Jedenfalls stimmt dieser Stoff in vielen Hinsichten, besonders was die Temperaturverhältnisse angeht, mit den Fermenten überein. Metschnikoff nennt ihn Cytase und ist der Meinung, er sei vollkommen

identisch mit der Makrocytase der großen mononukleären Leukocyten und der blutbildenden Organe. Im Organismus werden die roten Blutkörperchen durch die Makrophagen verdaut, die Cytase ist also nach Metschnikoff nichts anderes, als das während der Bereitung der Sera ausgetretene verdauende Ferment. Bordet hat ihn mit Buchner Alexin genannt, während Ehrlich ihn der kompletierenden Wirkung wegen, dem Amboceptor gegenüber, Komplement genannt hat. Wir haben schon einige Male bemerkt, daß das auf 56° erhitzte Immunserum auf die roten Blutkörperchen eine zusammenballende Wirkung ausübt, welche Agglutination genannt und von Agglutininen verursacht wird. Diese Agglutinine gehen also bei Erhitzung auf 56° nicht zugrunde, sind aber nicht identisch mit der thermostabilen Substanz der hämolytisch wirkenden Sera. Es gibt nämlich sehr stark blutlösende Immunsera, welche nur eine sehr schwache agglutinierende Wirkung entfalten und demgegenüber andere Sera, wobei neben einer starken agglutinierenden Wirkung nur eine sehr geringe blutlösende beobachtet wird. Wenn man einem Tiere anstatt rote Blutkörperchen Mikroorganismen injiziert, so bekommt ebenfalls das Serum dieses Tieres die Fähigkeit, diese Mikroorganismen zu agglutinieren. Aber auch im Laufe verschiedener Infektionskrankheiten beim Menschen entstehen im Blute diese Stoffe als Reaktionsprodukte und die sog. „Widal'sche Reaktion“ ist eine Agglutination der krankmachenden Mikroorganismen unter dem Einfluß der im Serum typhuskranker Menschen entstandenen Agglutininen.

Metschnikoff machte schon bei seinen Untersuchungen über die Immunität des nach ihm benannten *Vibrio* die Beobachtung, daß die Vibrionen im Serum von gegen denselben immunisierten Meer-schweinchen ein eigentümliches Wachstum zeigten. Das sonst stark bewegliche *Vibrio* verlor diese Beweglichkeit und die Mikroorganismen schienen in Häufchen zusammengeballt. Dieselbe Beobachtung wurde von Metschnikoff, Isaëff, Kruse und Pansini bei verschiedenen Kokkenarten gemacht, wie auch Charrin und Roger beim Impfen des *Bacillus pyocyaneus* im Serum immunisierter Kaninchen dieselben zusammenballen sahen. Gruber und Durham aber haben das Zusammenballen verschiedener Mikroorganismen unter der Einwirkung der im Serum immunisierter und selbst auch kranker Tiere als Reaktionsprodukte entstandene Stoffe als eine spezifische Immunitätsreaktion erkannt. Die erste Beobachtung wurde an Coli- und Typhusbazillen gemacht und damals wurde von Gruber schon festgestellt, daß auch verwandte Mikroorganismen, sei es auch lange nicht so stark, wie die bei der Immunisierung benutzten, agglutiniert wurden.

Nach der ersten Mitteilung von Gruber und Durham erfolgte im selben Jahre 1896 die Mitteilung von Widal, daß bereits bei

Typhuskranken die agglutinierende Wirkung des Serums nachgewiesen werden konnte. Nachher hat diese Reaktion, am meisten die Gruber-Widal'sche genannt, für die Klinik eine hervorragende Bedeutung bekommen. Wenn man bei starker Vergrößerung diese Reaktion unterm Mikroskop verfolgt, so sieht man, daß die stark beweglichen Mikroorganismen, wie z. B. Choleravibrionen und Typhusbazillen, ihre Beweglichkeit verlieren. Bei stark agglutinierender Wirkung des Immunserums tritt diese Lähmung sofort ein. An gewissen Stellen, von Widal Agglutinationscentren genannt, häufen sich die Mikroorganismen zusammen und verkleben sich, daher der Name (Agglutination = Verklebung). Im Centrum der Agglutinationshäufchen kann man die einzelnen Mikroorganismen nicht mehr voneinander unterscheiden. Diese Erscheinung ist von großer Bedeutung. Einige Mikroorganismen sind daher weniger zur Agglutinationsreaktion geeignet, weil sie unter normalen Umständen niemals eine sog. homogene Kultur bilden. In den bei diesen Mikroben, also unter normalen Umständen geformten Haufen gelingt es aber viel leichter als bei wirklich agglutinierten Bakterien, die verschiedenen Exemplare voneinander zu unterscheiden.

Die Agglutinine können nicht nur als Reaktionsprodukte entstehen, kommen aber auch in anscheinend normalem Serum vor. Das normale menschliche Serum agglutiniert, wie bereits durch Gruber und Durham nachgewiesen wurde, den Colibacillus, den Bacillus pyocyaneus, Staphylokokken und unter Umständen auch Typhusbazillen. Typhus- und Colibazillen werden selten mehr als 1:50 von einem normalen menschlichen Serum agglutiniert. Findet man im Serum höhere Agglutinationswerte, so sind die betreffenden Individuen stets als typhusverdächtig zu betrachten. Ebenfalls weist eine Zunahme der Agglutinationsfähigkeit innerhalb einer kurzen Zeit bei ein und demselben Individuum stets auf eine mögliche Infektion. — Für manche Mikroben (Tetanus-, Pestbazillen) fehlt die normale Agglutination des menschlichen Serums. Auch im Blutserum verschiedener Tiere können unter normalen Umständen Agglutinine gefunden werden. Nach Kraus und Löw werden Typhus-, Coli-, Milzbrand-, Pyocyaneusbazillen und Staphylokokken vom Pferdeserum agglutiniert. Cholera- und Pestbazillen zeigen dem Serum gegenüber diese Reaktion im allgemeinen nicht. Dagegen ist es eine sehr bemerkenswerte Tatsache, daß Agglutinine im normalen Serum von Föten und Neugeborenen nach den Untersuchungen von G. Müller viel seltener angetroffen werden und stets konnte Grünbaum einen bedeutenden quantitativen Unterschied feststellen zwischen mütterlichem und kindlichem Serum.

Pfaundler fand bei Kindern und Säuglingen keine Agglutination des Serums auf Kolibazillen bei 1:10. Während das Serum älterer

Tiere Colibazillen agglutiniert bei 1:20, fanden Kraus und Löw bei neugeborenen Meerschweinchen niemals Agglutination auf diese Bazillen. Wie wir später sehen werden, ist es von hervorragendem Werte, daß nach Ribbert bei manchen Tieren sich in den Lymphgefäßen des Darmes konstant Bakterien finden und daß auch Nocard während der Verdauung konstant Bakterien in der Lymphe zeigen konnte. — Wir haben schon bei den komplexen Hämolytinen (das sind diejenigen der Immunsera) gezeigt, daß die thermostabile Substanz quantitativ von den roten Blutkörperchen resorbiert werden kann. Dasselbe haben Eisenberg und Volk für die Agglutinine festgestellt. Typhusbazillen sind imstande, die agglutinierende Substanz aus einem Immunsorum quantitativ zu resorbieren. Bordet hat weiter gezeigt, daß Choleravibrionen, geschüttelt mit einem Normalserum, das Cholera- und Typhusbazillen agglutinierte, nur das Choleraagglutinin extrahieren. Die im Normalserum vorkommenden Agglutinine sind also spezifisch. Die Serumagglutinine sind ziemlich resistente Körper. Von Licht und Fäulnis werden sie nicht beeinflusst. Ebenso erwiesen sich niedrige Temperaturen als unwirksam. Gegen höhere Temperaturen sind sie verschieden resistent. Im allgemeinen ertragen die Agglutinine eine Temperatur bis 62°, ohne geschädigt zu werden. Während aber das Tuberkuloseagglutinin bei 56° vernichtet wird, verhalten sich die Typhusagglutinine noch resistent bei einer Temperatur von 65°.

Die als Reaktionsprodukt entstehende und als Immunagglutinine bezeichneten Substanzen können bei jeder Resorption von bakteriellen Körpersubstanzen entstehen. Jedoch scheint, wie auch für andere Immunstoffe gezeigt ist, die intravenöse Einverleibung am geeignetsten zur Agglutininproduktion zu sein, aber wie gesagt, jede Resorption durch irgend welches Organ genügt. Jules Rehn hat das Auftreten von Agglutininen bei der Resorption von Bakterien durch die Schleimhäute der Luftwege nachgewiesen. Otto und Fränkel konstatierten Agglutinine bei Verfütterung sterilisierter Kulturen. Auch bei jeder Schutzimpfung mit abgetöteten Kulturen, wie Pfeiffer und Kollé bei den Choleravibrionen gezeigt haben, kann man die Entstehung von Agglutininen beobachten. Wie bedeutend die Agglutinationskraft der Immunsera werden kann, zeigen die Untersuchungen von van de Velde und Durham. Während der erstere für Typhusbazillen einen Agglutinationswert von 1:1000000 feststellte, fand der letztere für Colibazillen diesen Wert 1:2000000. — Im allgemeinen können die Agglutinine im Serum Warmblüter nach einigen Tagen (4—6) in genügender Menge gezeigt werden. Bei den Kaltblütern mit ihrem trägeren Stoffwechsel ist diese Zeit ungefähr um das doppelte länger. Jörgensen und Madsen haben festgestellt, daß während der ersten Phase der Agglutininproduktion (3—6 Tage)

keine zusammenballende Wirkung des Serums konstatiert werden kann; während der zweiten Phase (6–13 Tage nach der Einverleibung) wird das Maximum der Produktion erreicht; dann folgt eine Phase des Abfalls, um allmählich in einen Zustand gleichmäßiger Höhe oder langsamen Abfalls überzugehen. Wenn man aber das Entstehen der Agglutinine verfolgt während des Verlaufes einer spontan entstandenen Infektionskrankheit, z. B. beim Abdominaltyphus des Menschen, so kann man außerordentliche Verschiedenheiten bezüglich der Zeit des Auftretens und der Stärke der Agglutinationskraft beobachten. Während in einigen Fällen die Agglutinine schnell und in beträchtlicher Menge im Blutserum gezeigt werden können, findet man sie in anderen Fällen nur sehr spät und zeigt das Serum nur eine sehr schwache agglutinierende Wirkung. Obwohl die Agglutinine stets hauptsächlich im Blute angetroffen werden, sind nach den Untersuchungen von Courmont und Castellani auch in den verschiedensten Organen Agglutinine zeigbar.

Wird ein Bakterium von einem hochwertigen Immunserum in starker Verdünnung deutlich agglutiniert, so kann man mit Sicherheit sagen, daß das geprüfte Bakterium zu jener Art gehört, welche zur Herstellung des Serums gedient hat. Nach den Untersuchungen von Kolle u. Pfeiffer und Vagedes kann man die Agglutinine als ein ganz vorzügliches Differenzierungsmittel für Kulturen einander gleicher Bakterien benutzen. Ganz anders wird die Sachlage, wenn man das Agglutinationsphänomen benutzen will, um mit Sicherheit eine Infektionskrankheit zu diagnostizieren. Achard hat schon festgestellt, daß nicht die Agglutination an sich, sondern der Grad, in dem sie stattfindet, spezifisch ist. Wiederholt kann man wahrnehmen, daß z. B. ein Typhusimmunserum, daß in sehr starken Verdünnungen Typhusbazillen agglutiniert, in weniger starken Verdünnungen Colibazillen, den *Bacillus enteritidis*, den *Bacillus faecalis alcaligenes* zusammenzuballen vermag. Diese Tatsache wurde von Pfaundler Gruppenreaktion genannt. Pfaundler stellte fest, daß sich der Agglutinationswert eines Immunserums einem Bakterium gegenüber nicht in demselben Verhältnis, in dem sich das agglutinierte Bakterium in der Artenreihe vom zur Produktion des Immunserums benutzten entfernt. Stets werden also Typhusbazillen durch ein spezifisches Immunserum stärker agglutiniert, als die anderen Mikroorganismen dieser Gruppe. Zur absolut sicheren Identifizierung eines Mikroorganismus mittels der Agglutinationsreaktion ist es notwendig, daß man die Stärke des zu benutzenden Serums kennt. Wenn dann ein Mikroorganismus noch mit Serumverdünnungen, welche den Grenzwerten nahestehen, agglutiniert wird, dann ist es mit dem zur Herstellung des Immunserums benutzten Bakterium identisch.

Die Agglutinine entstehen, wie wir schon wissen, nicht nur als Reaktionsprodukte auf die Einverleibung lebender Mikroorganismen, sondern auch, wenn man getötete oder selbst zerfallene Kulturen benutzt. Am reichlichsten aber wird dieser Immunstoff produziert, wenn man sehr cilienreiches Material auswählt. Da bekanntlich die Cilien verhältnismäßig sehr viel Membrangewebe enthalten, ist es wahrscheinlich, daß die agglutinogene Substanz, das ist diejenige, welche das Agglutinin erzeugt, hauptsächlich aus den Bakterienmembranen stammt. Unter Agglutination in engerem Sinne hat man also eine Reaktion zu verstehen zwischen zwei Substanzen, wovon die eine hauptsächlich in den Hüllen der Mikroorganismen vorkommt, die andere im immunisierten, in geringerem Maße auch im infizierten Körper vorkommt.

Im Jahre 1897 wurde von Kraus in einer Arbeit „Über spezifische Reaktionen in keimfreien Filtraten aus Cholera-, Typhus- und Pestbouillonkulturen, erzeugt aus homologem Serum“ gezeigt, daß Immunserum in keimfreien Filtraten der für die Immunisation benutzten Mikroorganismen Niederschläge erzeugt, daß also neben den Agglutininen noch andere Stoffe entstanden waren, welche von Kraus „Präzipitine“ genannt wurden. Diese Präzipitine sind wie die Agglutinine spezifisch, d. h. sie erzeugen nur oder wenigstens viel stärkere Niederschläge, als im Filtrate anderer Mikroorganismen, im Filtrate der Kultur, welches für die Immunisierung benutzt wurde. Was wir oben für das Entstehen der Agglutinine gesagt haben, gilt im großen und ganzen auch für das Entstehen der Präzipitine. — Wie die Agglutination wird also auch die Präzipitation erzeugt durch die Zusammenwirkung zweier Substanzen, wovon die eine, die präzipitinogene, in den Bakterien vorkommt, die andere, die präzipitierende, also das Präzipitin im immunisierten Körper, wieder als Reaktion auf das Präzipitinogen entsteht. Im Jahre 1899 gelangten Tschistowitsch und Bordet zu ganz entsprechenden Resultaten, indem sie zeigten, daß Sera von Tieren, vorbehandelt mit Serum oder Milch, in diesen Flüssigkeiten spezifische Niederschläge erzeugen. Injiziert man bei einem Tiere anstatt Serum und Milch tierische Zellen, so erzeugen diese Sera wieder eine Präzipitation in dem Preßsaft dieser Zellen. Nolff, Jacoby, Kowarski u. a. haben diese sog. Zoopräzipitine nachgewiesen. Wassermann und Morgenroth haben so gezeigt, daß man mittels dieser Präzipitationsreaktion Kuhmilch von Ziegen- und Frauenmilch unterscheiden kann. Nolff, Jacoby und Kowarski haben nachgewiesen, daß es nebst den Zoopräzipitinen auch pflanzliche, also Phytopräzipitine gibt. Verschiedene Eiweißstoffe der Pflanzen, wie die Albumosen aus Mehl, erzeugen spezifische Präzipitine. Wassermann und Uhlenhut haben dieser Reaktion eine forensische Bedeutung gegeben. Spritzt man einem

Versuchstier Menschenblut ein, so gibt das Serum dieses Tieres nur einen deutlichen Niederschlag mit Menschenblut und sei es denn auch in geringerem Maße mit dem Blute anthropoider Affen. Diese Reaktion ermöglicht es also, bestimmte Blutflecken näher als von Menschenblut abstammend zu erkennen. Mit Kraus hat man also unter Präzipitine jene Körper des Blutserums zu verstehen, die mit einer bestimmten präzipitinogenen Substanz unter Bildung eines Niederschlags reagieren. Nach den Untersuchungen von Jacoby, Kraus und Levaditi weiß man jetzt, daß die Präzipitine auch physiologisch, also bei nicht vorbehandelten Tieren vorkommen. Sie können teils frei, teils sessil (in den Organen) gezeigt werden. Kraus und Levaditi extrahierten aus den Organen gesunder Tiere mit physiologischer Kochsalzlösung Substanzen, die mit Eiereiweiß oder Ziegenserum Niederschläge erzeugten.

Nach den Untersuchungen Ascoli's kommen im normalen Serum eine ganze Reihe von Präzipitinen vor. Nicht nur unter normalen Umständen und bei der Immunisierung, sondern auch bei Infektionskrankheiten entstehen im Blute nebst den Agglutininen spezifische Präzipitine. Dieses wurde von Wladimiroff beim Rotze des Pferdes gezeigt. Ebenso wenig wie wir von der chemischen Natur der Hämolsine und Agglutinine wissen, so wenig wissen wir auch von der Konstitution der Präzipitine. Jedoch nimmt Kraus im Präzipitinmolekül zwei Gruppen an, die eine, die präzipitierende, wird bei 60° zerstört, die andere, die bindende Gruppe, bleibt intakt. Dieselben Erscheinungen wurden von Oppenheimer und Michaelis für das Serum- und Eiweißpräzipitin festgestellt. Man hat es hier mit etwas Analogem zu tun, wie wir es bei den komplexen Hämolsinen konstatiert haben. Das komplexe Hämolsin besteht ebenfalls aus zwei Gruppen, wovon die eine thermostabil, die andere thermolabil ist. Es gibt aber einen sehr großen Unterschied, indem das bei 60° inaktiv gewordene Präzipitin nicht mehr vom normalen Serum aktiviert wird.

Was die Entstehungsweise und die Bildungsstätte der Präzipitine betrifft, hat von Dungern zunächst gezeigt, daß man ein Präzipitin bekommt, wenn man Kaninchen das Blutplasma des Octopus injiziert. Nach einer gewissen Zeit verschwindet das entstandene Präzipitin aus der Blutbahn. Führt man jetzt wieder Octopusplasma zu, so erfolgt die Sekretion des Präzipitins schneller und in größerer Menge.

Nimmt man bei der zweiten Einspritzung anstatt Octopusplasma das Plasma eines verwandten Tieres, so bekommt man ein Präzipitin, das nicht nur im zweiten, sondern auch im ersten Plasma ein Präzipitat gibt. Man hat es also nach von Dungern in der Hand, mehr oder weniger spezifische Präzipitine zu erzeugen. von Dungern nimmt an, daß die beiden präzipitablen Substanzen der zwei Cepha-

Iopodenarten eine Gruppe, die bindende, gemeinsam haben. Was die Bildungsstätte der Präzipitine betrifft, so haben Kraus und Levaditi im Institut Pasteur nachgewiesen, daß Leukocyten mit der Präzipitinbildung in Zusammenhang gebracht werden müssen. Injiziert man Pferdeserum intraperitoneal bei Kaninchen, so kann man nach gewisser Zeit in dem stark leukocytenhaltigen Netz Präzipitin nachweisen. Zur selben Zeit konnte weder im Blutserum noch in anderen Organen dieser Tiere Präzipitin gezeigt werden. Durch Kontrollversuche wurde gezeigt, daß im normalen Netz für Pferdeserum kein Präzipitin nachgewiesen werden konnte.

Von besonderer Wichtigkeit für das Studium der Infektionskrankheiten und der Immunitätslehre ist das Studium der lokalen Immunität. Gegenwärtig spricht man bei Abdominaltyphus vielfach von sog. Bazillenträgern, das sind Menschen, welche oft, ohne typhuskrank gewesen zu sein, mehr oder weniger Typhusbazillen mit den Fäces hinausbefördern. Im Blute dieser Menschen gelingt es bisweilen nicht, sog. Antistoffe zu zeigen. Es kam also niemals zur Reaktion zwischen den Typhusbazillen und dem Organismus. Hier nimmt man gegenwärtig vielfach eine lokale Immunität des Darmes gegen die Typhusbazillen an. Bei dieser Form der Immunität ist es viel leichter zu studieren, ob die Antistoffe von den Leukocyten oder von den freien Gewebszellen erzeugt werden. So ist es denn auch von großer Wichtigkeit, daß von Dungern und Römer nach intraokulärer Vorbehandlung eines Kaninchens mit Majaplasma nur im Humor aqueus Präzipitine gefunden haben und mit Recht der Meinung sind, daß wenigstens hier die Zellen der vorderen Augenkammer die Bildungsstätte des Präzipitins sind.

Von verschiedenen Untersuchern, besonders von Rostocki, wurde festgestellt, daß sich für die Produktion der Präzipitine ein gleiches Verhalten konstatieren läßt, wie für die der Agglutinine. Nach der Injektion der präzipitinogenen Substanz findet man in den ersten Tagen nach der Einverleibung keine Spur von Präzipitinbildung. Einige Tage nach dem Anfang der Produktion hat das Präzipitin die höchste Stärke erreicht, hält sich einige Zeit auf dieser Höhe, wonach ein mehr oder weniger langsamer Abfall folgt. Bei den Versuchen von Dungern's mit Majaplasma konnte gezeigt werden, daß das Präzipitin im Serum bereits durch eine einmalige Einverleibung entstand, bei einer zweiten Einspritzung gänzlich aus dem Kreislauf verschwindet, um aber nach wenigen Tagen in viel höheren Werten zurückzukehren. Eine noch immer ziemlich unerklärte Tatsache ist die besonders von Bordet beobachtete Erscheinung, daß man im Blute gewisser Tiere kein Präzipitin erzeugen kann gegen die präzipitinogene Substanz des Kaninchenserums. Eben- sowenig konnte Nollf ein Taubenpräzipitin für Hühnerserum be-

kommen. Man muß hierbei niemals aus dem Auge verlieren, daß in den meisten Fällen die präzipitierende Substanz giftig ist für das präzipitinsezernierende Versuchstier. Es wäre also sehr wichtig, zu untersuchen, ob vielleicht die nicht produzierenden Tiere sich zu dem fremden Eiweißstoffe refraktär verhalten. Wie wir später sehen werden, werden die Antitoxine nur gebildet von Tieren, welche bei genügender Toxindosis der Infektion erliegen.

Mit Kraus verstehen wir unter präzipitinogener Substanz „die Körper der Bakterienfiltrate, des Blutserums, der Milch, des Eiklars usw., welche, gewissen Organismen in bestimmter Weise und Menge einverleibt, in denselben die Produktion von spezifischen Präzipitinen veranlassen und außerdem die Fähigkeit besitzen, mit dem spezifischen Präzipitin spezifische Niederschläge (Präzipitate) zu bilden. Diese präzipitinogene Substanz läßt sich sowohl bei Bakterien, als auch bei Tieren und Pflanzen nachweisen“.

Dieses Präzipitinogen wird nicht von den Zellen ausgeschieden weder bei den Mikroorganismen, noch bei den Gewebszellen. Es liegt also vor der Hand, daß diese Stoffe in älteren Kulturen in weit größerer Menge als in frisch angelegten gefunden werden. Man bekommt diese Substanz am besten, wenn man wässrige Extrakte aus mehrtägigen Agarkulturen durch Bakterienfilter filtriert. Kraus und Joachim geben den Rat, immer noch nicht verwendete Filter zu benutzen, weil die bereits einige Male verwendeten das Präzipitinogen nicht mehr durchlassen. Nachdem Oppenheimer und Michaelis vergebens versucht hatten, mittels tryptischer Verdauung eiweißfreies Präzipitinogen zu erlangen, konnten Obermayer und Pick aus dem Eiklar durch Trypsinbehandlung einen vollkommen eiweißfreien Stoff isolieren, welcher zur Präzipitinproduktion fähig war. Auch Jacoby ist es gelungen, aus Ricin, die giftige Phytalbumose, das Präzipitinogen eiweißfrei zu bekommen. Vollkommen eiweißfreie Filtrate verschiedener Mikroorganismen erzeugen ebenfalls deutlich Präzipitine. — Obwohl Landsteiner und von Eisler mit angeblich eiweißfreiem Harn Präzipitine erzeugt haben, ist dieser Versuch nicht einwandfrei, weil nach verschiedenen Autoren jeder normale Harn Eiweiß enthält. Da der Präzipitationsprozeß nichts anderes ist als eine Koagulationsreaktion, kann im Hühnereiweiß, das nach den Untersuchungen von Eisenberg bei einstündigem Erhitzen auf 78° seine Koagulierbarkeit verliert, kein Präzipitat mehr auftreten. Jedoch konnte Eisenberg feststellen, daß von einer so erhitzten Flüssigkeit Hühnereiweißpräzipitin quantitativ resorbiert wurde und bei nachfolgender Zufügung nicht erhitztem Eiweiß hiermit keine Präzipitatbildung gab. Das Präzipitinogen ist also wie das Präzipitin komplex gebaut und besitzt eine thermostabile und eine thermolabile Gruppe (das Koagulin). Kraus unterscheidet zwei

resp. vom Präzipitin und vom Präzipitinogen herrührende Stoffe, welche durch Vernichtung der koagulierenden Gruppe des Präzipitins und des Koagulins (des Präzipitinogens) entstehen und nennt dieselben Präzipitoide, resp. des Präzipitins und der präzipitinogenen Substanz. Etwas Analoges sehen wir bei den Agglutininen, auch hier werden Agglutinoide geformt durch Vernichtung der spezifischen Gruppe des Agglutinins und des Agglutinogens.

Wir haben schon gesehen, daß wahrscheinlich sowohl die Leukocyten wie die fixen Gewebszellen zur Präzipitinproduktion fähig sind. Wie aber diese Produktion vor sich geht, ist noch ziemlich unbekannt. Man weiß gar nicht, ob das Präzipitinogen an den Zellen gebunden wird oder in irgend welcher Weise einen Reiz ausübt. Mit Sicherheit kann man aber annehmen, daß wenn die präzipitinogene Substanz im Organismus gebunden wird, diese Bindung sehr langsam entsteht. Hamburger konnte injiziertes Eiklar noch nach 4 Tagen nach der Einverleibung im Blute zeigen. Auch Pferdeserum wurde von Hamburger und Moro noch längere Zeit nach der Injektion im Blute gefunden. Ascoli gelangte zu denselben Resultaten und konnte ebenfalls zeigen, daß jedenfalls das Präzipitinogen teilweise von den Nieren ausgeschieden wird. Nach meinen eigenen Untersuchungen gelingt es bei jeder Injektion irgend welcher präzipitinogenen Substanz noch Tage nach der Injektion mit dem Urin der bezüglichen Versuchstiere Präzipitine zu erzeugen, welche mit dem einverleibten Präzipitinogen ein Präzipitat geben. — Wenn man das tierische Präzipitin mit dem entsprechenden Präzipitinogen zusammenbringt, tritt die Präzipitatabildung ziemlich schnell ein. Viel langsamer aber verläuft diese Reaktion zwischen dem Präzipitinogen der Mikroorganismen und dem im Serum entstandenen Immunkörper. Meistens sieht man die Niederschläge erst nach mehreren Stunden entstehen. Doch kann man im Durchschnitt annehmen, daß die Reaktion nach 24 Stunden beendet ist. Die Bruttemperatur (37°) ist am besten geeignet, die Niederschläge schnell entstehen zu lassen, besonders wenn man außerdem sorgt für eine schwachsaure Reaktion.

Mikroskopisch findet man bei der Präzipitation nur amorphe Haufen, welche nichts Besonderes zeigen. Im lebenden Organismus werden die Niederschläge mit großer Wahrscheinlichkeit nicht geformt. Nicht nur kann man im Körper der Versuchstiere, welche schon eine beträchtliche Menge Präzipitin geformt haben, niemals irgendwo embolische Prozesse konstatieren, welche bei Präzipitatabildung entstanden sein sollten, sondern man kann auch selbst bei sehr geringer Zufügung das Präzipitinogen quantitativ zeigen. Wenn man nach Moll in einem Immunserum mittels Ammonsulfat das Globulin ausfallen läßt, so präzipitiert auch das Präzipitin. Hätte man nun für die Präzipitinbildung Serumalbumin benutzt, so kann man

nach der Präzipitation in der filtrierten Flüssigkeit noch die ganze Menge Serumalbumin zeigen. Der Niederschlag besteht also nur aus dem Eiweißkörper des Immunserums.

Die verschiedenen Versuche, um bei dieser Reaktion das Präzipitat zu wägen, sind als gescheitert zu betrachten, hauptsächlich, weil es durch keinen Filter zurückgehalten wird. Auch die Stickstoffbestimmung der verwendeten Sera konnte nicht benutzt werden, gerade weil der Verlust an Stickstoff der Serummischung so gering war, daß er innerhalb der Versuchsfehler fiel. Sodann wurde von Nutall und besonders von Schur die volumetrische Methode benutzt. Die betreffenden Sera wurden in den beabsichtigten Verhältnissen in Röhrchen gebracht, die an ihrem unteren Ende in einen schmalen cylinderförmigen, in 1_{40} ccm geteilten Ansatz ausliefen. Nach 24 stündigem Verbleiben im Eisschrank wurden dieselben abcentrifugiert und die Höhe des Präzipitats gemessen.



Fig. 7. 0,03 ccm Normalserum + $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$, 1, 2 und 10 ccm Immunserum.

Obenstehende Kurve (nach Schur) zeigt, daß man bei Hinzufügung wechselnder Mengen homologen Immunserums zu konstanten Mengen Normalserum mit wachsenden Mengen Immunserum wachsende Präzipitatzahlen bekommt. Die Zunahme des Präzipitates nimmt immer mehr ab, so daß endlich diese nicht mehr merklich wird. Versetzt man konstante Mengen Immunserum mit steigenden Mengen Normalserum, so bekommt man umstehende Kurve (ebenfalls nach Schur), welche zeigt, daß alsdann die Präzipitate bis zu einem Maximum zunehmen, um von da ab wieder abzunehmen.

Wie schon gesagt, hat die Präzipitation vielfache Verwendung gefunden, und wie schon hervorgehoben wurde, ist dieselbe unserer Meinung nach von großer forensischer Bedeutung. Nachdem Deutsch

im Jahre 1900 den Vorschlag gemacht hatte, die Hämolyse durch Immusera zur Untersuchung von Blutspuren zu verwerten, wurden, unabhängig voneinander, von Uhlenhut und Wassermann und Schütze die Präzipitine zur Differenzierung von menschlichem und tierischem Eiweiß empfohlen. Spritzt man bei einem Kaninchen (diese Tiere werden hauptsächlich zur Produktion dieser Immusera benutzt) Menschenblut ein, so gibt das Serum dieses Kaninchens nur mit Menschenblut einen starken Niederschlag. Besonders wenn der Präzipitingehalt des Serums sehr bedeutend ist, kann auch in verschiedenen Normalsera ein Präzipitat entstehen, nach den Untersuchungen von Hauser im Menschenblut immer am stärksten. — Diese Reaktion kann schon bei sehr starken Verdünnungen des zu untersuchenden Blutes ausgeführt werden und besonders Uhlenhut hat als erster hervorgehoben, daß auch kleine alte eingetrocknete Blutspuren noch für forensische Zwecke brauchbar sind. Die Reaktion ist neuerdings

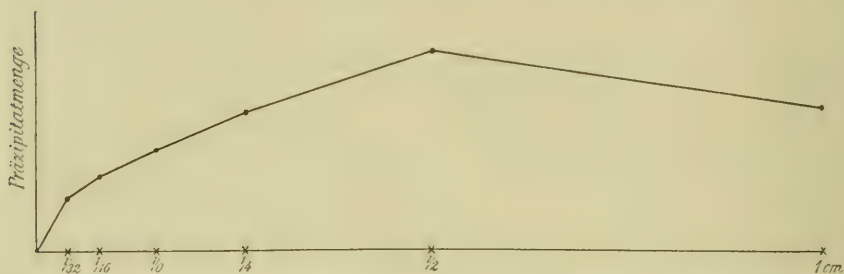


Fig. 8. 0,5 ccm Immuserum + $\frac{1}{32}$, $\frac{1}{16}$, $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{2}$ und 1 ccm Normalserum.

von Neisser und Sachs so modifiziert worden, daß es zuweilen noch gelingt, $\frac{1}{1000000}$ ccm Menschenblut nachzuweisen. Diese Reaktion ist gewissermaßen eine Kombination der Hämolyse und der Präzipitation. Wie wir schon gesehen haben, sind die Hämolysine der Immunkörper komplex gebaut und bestehen dieselben aus einer thermolabilen Substanz (das Ehrlich'sche Komplement) und einer thermostabilen (der Ambozeptor). Wird ein dergleiches Serum auf 56° erwärmt, so wird die thermolabile Substanz vernichtet und verschwindet hiermit die hämolytische Wirkung. Das Komplement kann aber auch noch in anderer Weise vernichtet oder unwirksam gemacht werden. Unter Pfeiffer's Leitung hat Moreschi eine Arbeit veröffentlicht, worin berichtet wird über „eine Art der antikomplementären Serumwirkung, welche auf der Zusammenwirkung von zwei Substanzen beruht, einer im Serum des vorbehandelten Tieres und einer zweiten, die sich im Serum derjenigen Tierspezies befindet, deren Serum zur Vorbehandlung gedient hat“. Zur Erzeugung dieses antikomplementären Effekts genügten die allerminimalsten Mengen ($\frac{1}{1000000}$) Normalserums.

Neisser und Sachs benutzten diese Entdeckung in folgender Weise: Sie fügten einem Immunserum, dem Serum eines mit Ochsenblut vorbehandelten Kaninchens, ein Gemisch von normalem menschlichen Serum und Serum eines mit Menschenblut vorbehandelten Tieres zu. Im Immunserum wurde nun die thermolabile Substanz unwirksam gemacht und bei Zusetzung des hämolytischen Serums zu Ochsenblut blieb die Hämolyse aus. Diese Anwendung hat, wenn sie wirklich verwertbar erscheinen wird, gewisse Vorzüge, besonders weil, wie Neisser und Sachs hervorheben, das Ausbleiben der Hämolyse ein sinnfälligeres Kriterium ist, als die oftmals nur angedeutet eintretende Präzipitatbildung. Auch bildet die zuweilen recht mühselige Klärung der zur Reaktion dienenden Lösungen, welche unbedingt nötig ist, hier keine Schwierigkeiten. Wie die folgende Tabelle zeigt, bewirkt neben Menschenblut auch Affenblut das Ausbleiben der Hämolyse.

Menge des normalen Serums ccm	Eingetragene Hämolyse bei Zusatz des Serums von:						
	Mensch	Affe	Pferd	Schwein	Ziege	Ochse	Ratte
0,01	0	0	komplett	komplett	komplett	komplett	komplett
0,001	0	0	"	"	"	"	"
0,0001	0	mäßig	"	"	"	"	"
0,00001	Spürchen	komplett	"	"	"	"	"
0,000001	komplett	"	"	"	"	"	"
0	"	"	"	"	"	"	"

Die Hämolsine, Hämagglutinine und Bakterienagglutinine sind Stoffe, welche im immunisierten Körper als Reaktionsprodukte entstehen. Um dieselben zu erzeugen, muß man rote Blutkörperchen resp. Mikroorganismen dem Körper einverleiben. Weiter haben wir gesehen, daß Präzipitine entstehen als Reaktionsprodukte auf die Einverleibung verschiedener Sera und Filtrate von nicht zu jungen Mikroorganismenkulturen, d. h. also von Kulturen, welche gewisse Bestandteile der Mikroben enthalten. Und doch sind es nicht die Agglutinine und Präzipitine, welche dem Organismus einen Schutz gegen die Krankheitserreger verleihen. Im immunisierten Organismus, sei es, daß die Immunität entstanden ist durch das Überstandhaben einer Infektionskrankheit oder auf experimentellem Wege herbeigeführt ist, sind ganz andere Produkte entstanden, von denen die Immunität abhängig ist. Diese Produkte sind die Antitoxine. Schon seit vielen Jahren weiß man, daß nicht jede Kultur eines pathogenen Mikroorganismus imstande ist, die spezifische Infektionskrankheit

herbeizuführen. Die Infektionskrankheiten werden nicht von den Mikroorganismen an sich verursacht, sondern von Giften, welche aktiv sezerniert werden oder beim Zertall der Bakterien frei werden. Die Haupteigenschaft dieser Produkte, Toxine genannt, ist wohl, daß sie im lebenden Organismus Gegengifte produzieren, die Antitoxine.

Schon Brieger hatte frühzeitig darauf hingewiesen, daß diese Gifte die Ursache der Infektionskrankheiten bildeten und selbst versucht, diese supponierten Gifte zu isolieren. Er isolierte aus Fäulnisgemischen und Mikroorganismenkulturen die sog. Ptomaine, stickstoffhaltige Basen, welche zum Teil eine stark toxische Wirkung entfalten können: die spezifischen Bakteriengifte sind es aber nicht. Das erste spezifische Bakteriengift, d. h. das Gift, was ohne Mitwirkung der lebenden Mikroorganismen das für diese typische Krankheitsbild gibt, wurde in den Kulturen des Diphtheriebacillus von Roux und Yersin entdeckt. Weder beim Diphtherietoxin noch bei den anderen Toxinen ist uns etwas von der chemischen Konstitution bekannt. Man nennt also das Diphtheriegift die Bouillonflüssigkeit, worin Diphtheriebazillen gewachsen sind und ihre giftigen Sekretionsprodukte abgegeben haben.

Wir haben schon bemerkt, daß die Toxine, und dadurch sind sie schon von den chemischen Giften unterschieden, im lebenden Körper Antitoxine erzeugen, welche auch außerhalb des Organismus die Toxine neutralisieren können. Wenn auch jedes Toxin für sich seine eigenen charakteristischen Kennzeichen besitzt, so zeigen doch alle echten Toxine eine Reihe übereinstimmender physikalischer und chemischer Merkmale.

Die Toxine sind aufzufassen als echte Sekretionsprodukte des Zellprotoplasmas. Gerade so wie die Zellen des Pankreasgewebes und des Magens ihre proteolytischen Fermente sezernieren, so sezernieren auch die Mikroorganismen ihre spezifischen Produkte. Auch diese können echte Fermente produzieren. Die Colibazillen sind imstande, Traubenzucker zu vergären. Die Fermente im allgemeinen werden nur unter günstigen Bedingungen sezerniert. Aber noch günstiger müssen die Bedingungen sein, bevor die Mikroorganismen in ähnlicher Weise ihre Toxine sezernieren. Oft macht man einen Unterschied zwischen den Toxinen und den sog. Endotoxinen. Dies ist aber falsch. Die Toxine werden nur frei sezerniert. Bei den Mikroorganismen, welche Endotoxine bilden, besteht eine Art innere Sekretion. Die Toxine werden hier nicht frei, bevor die Zelle zugrunde geht. Werden z. B. Endotoxin produzierende Mikroorganismen mechanisch zerrieben, so kann man bei Versuchstieren mit dem freigewordenen Plasma Intoxikationserscheinungen herbeiführen. Dasselbe kann man aber auch erreichen mit Mikroorganismen, welche ihre Toxine hinausbefördern. Lähmt man z. B. mittels Cyankalium das Sekretionsvermögen dieser Zellen, nachdem man sie abcentrifugiert und gewaschen hat, so kann

man nach einiger Zeit im Nährboden keine Toxinwirkung mehr zeigen. Werden jetzt diese Zellen mechanisch zerrieben, so kann man wieder mit dem Plasma die Krankheitserscheinungen herbeiführen. Nicht also die Toxine waren gelähmt oder sogar vernichtet, sondern das Sekretionsvermögen. Die Toxine bleiben bei diesem Versuch im Organismus, waren also Endotoxine geworden. — Die meisten pathogenen Mikroorganismen wachsen auf verschiedenen Nährböden. Jedoch ist die Art und Reaktion des Nährbodens von großem Einfluß auf die Entstehung der Toxine. Am besten werden schwach alkalische Bouillonkulturen verwendet unter Zusatz von etwas Pepton, auch Hefeextrakte werden benutzt. Zu große Alkalinität des Nährbodens verzögert oder hemmt sogar die Toxinproduktion.

Von besonderem Interesse ist weiter, daß ein lebhaftes Wachstum nicht stets parallel mit der Gewinnung konzentrierter Toxinlösung geht. Wie wir schon hervorgehoben haben, ist über die chemische Natur der Toxine so gut wie nichts bekannt. Früher hielt man sie für Eiweißkörper und nannte sie Toxalbumine. Brieger, der den Namen Toxalbumine eingeführt hat, gelang es, Toxinpräparate herzustellen, wie z. B. das Gift des Tetanusbacillus, welche die gewöhnlichen Eiweißreaktionen nicht mehr zeigten. Auch ist von einigen Autoren angegeben, daß sie echte Toxine erzeugt haben auf vollkommen eiweißfreien Nährböden, besonders in Asparagininlösungen mit geeigneten Salzen.

Im Gegensatz zu den chemisch gut definierten Giften sind die Toxine ungemein empfindlich gegen Schädlichkeiten verschiedener Art. 80° vernichtet ihre Wirksamkeit sofort; bei 50° gehen sie ziemlich schnell zugrunde. Sehr merkwürdig ist aber, daß sie trockene Hitze gut ertragen. Feste Präparate können sogar bis über 100° erhitzt werden. Außerordentlich groß ist auch die Empfindlichkeit gegen Licht. Während das starke Sonnenlicht verschiedene Toxine innerhalb einiger Minuten tötet, wirkt auch das diffuse Tageslicht zerstörend. Im trocknen Zustande sind sie wieder viel weniger empfindlich. Schon der Sauerstoff der Luft wirkt sehr schädlich. Auch Schädlichkeiten chemischer Natur, wie starke Basen und Säuren, wirken zerstörend, sowie einige Protoplasmagifte; Karbol und Chloroform hingegen zeigen keine schädliche Wirkung. Selbst das Lagern im Dunkeln führt zur langsamen Abschwächung der Gifte. Hierbei beobachtet man eine sehr merkwürdige Erscheinung. Diese abgeschwächten Gifte haben zwar an Giftigkeit verloren, sind aber noch imstande, dieselbe Quantität Antitoxin zu binden. Solche abgeschwächten Toxine nennt man Toxoide. Die Toxoide sind nicht bei allen Bakteriegiften mit absoluter Sicherheit nachgewiesen. Eine Tatsache von außerordentlich großem Interesse ist, daß die Toxine im Darmtraktus sofort vernichtet werden. Zwar nahm früher Ransom für das

Tetanusgift an, daß es im Kote wiedergefunden wird. Carrière fand aber, daß bei sehr großen Gaben (100 000 fache tödliche Dosis) keine Spur in den Fäces gefunden wird. Auch die Resorption ist ausgeschlossen, denn im Serum von per os behandelten Versuchstieren findet man keine Spur von Antitoxin. Selbst bei sehr geringer Resorption würde das Antitoxin in zeigbarer Menge entstanden sein. Die Toxine werden im Darne vernichtet und die Vernichtung wird von den Fermenten verursacht. Seit den Untersuchungen Ehrlich's: durch Einführung der Reagenzglasversuche, durch Erforschung der Sättigungsverhältnisse und besonders durch den Nachweis der Toxoide und ihrer Modifikationen ist das Studium der Toxine sehr erleichtert worden. Schon früher wurde von verschiedenen Forschern die Wirkungsweise chemisch gut bekannter Körper festgestellt. Im Jahre 1859 erbrachte Stahlschmidt den Nachweis, daß Strychnin durch Einführung einer Methylgruppe seine tetanisierende Wirkung verliert und wie Curare lähmend wirkt. Von Fraser, Braun und Böhm wurde weiter gezeigt, daß sich bei der Methylierung eine Ammoniumbase bildet und alle von verschiedenen Alkaloiden abgeleiteten Ammonbasen lähmende Wirkung zeigen und daß das Curarin selbst eine Ammoniumbase ist. Bei verschiedenen Arzneimitteln kann man einen gewissen Zusammenhang konstatieren zwischen Konstitution und Wirkung.

Hinsberg stellte fest, daß die antipyretische Wirkung der Anilin- und Amidophenolderivate (Phenacetin) innerhalb gewisser Grenzen der Menge des im Organismus abgespalteten p-Amidophenol proportional ist. Verbindungen, welche durch ungeeignete Substitution der Amidogruppe das Freiwerden von p-Amidophenol nicht zulassen, sind als Antifebrilia nicht verwendbar. Ehrlich, Nencki und Penzoldt entdeckten, daß die antipyretische Wirkung der Antifebrilia aufgehoben wird durch Einföhrung saurer, salzbildender Reste (wie SO_3H und CO_2H). — Bauman hat gefunden, daß die schlafferregende Wirkung gewisser Disulfone auf der Anwesenheit von Äthylgruppen beruht und mit der Zahl der Gruppen wächst.

Sulfonal $(\text{CH}_3)_2\text{C}(\text{NO}_2\text{C}_2\text{H}_5)_2$, Trional $(\text{CH}_3)(\text{C}_2\text{H}_6)(\text{C}(\text{SO}_2\text{C}_2\text{H}_5)_2$.

Witt hat festgestellt, daß es in den verschiedenen Anilinfarbstoffen eine Gruppe gibt, welche die Bindung an den Geweben herbeiföhrt, während eine andere für die spezifische Färbung Sorge trägt. — Die färbende Gruppe wird von Witt die chromophore genannt und Ehrlich hat darauf hingewiesen, daß diese chromophoren Gruppen als solche nicht zur Wirkung kommen, wenn sie sich in kohlenstoffarmen Komplexen befinden. Nietzki hat dieselben denn auch nur vereinzelt in der Fettreihe, sondern vorwiegend bei den aromatischen Verbindungen gefunden. Außer einer chromophoren Gruppe müssen

die Farbstoffe auch noch eine bindende besitzen. Farbstoffe, welche bestimmte Gewebe färben, werden histotrope genannt, so nennt man diejenigen Farbstoffe, welche die Nervensubstanz färben, neurotrope. Ehrlich nun hat nachgewiesen, daß nur eine kleine Gruppe von Farbstoffen, besonders die basischen (Bismarckbraun, Neutralrot) diese Gruppe besitzt. Alle Farbstoffe, die einen Schwefelsäurerest enthalten, färben das Nervengewebe nicht. Neurotrope Farbstoffe büßen diese Fähigkeit ein, wenn Sulfosäuren eingeführt werden. Vergiftung von Tieren mit neurotrophen Farbstoffen geschieht durch die Verwandtschaft dieser Substanzen zum Centralnervengewebe durch eine Speicherung des toxischen Agens in diesem System. Diese Giftwirkung wird durch Einführung dieses Schwefelsäurerestes vollkommen aufgehoben.

Die Verteilung gewisser Gifte im Organismus ist also für die pharmakologische Wirkung ebenso maßgebend wie die Konstitution. So hat Nißl entdeckt, daß bei bestimmten Vergiftungen stets bestimmte Gruppen von Ganglienzellen erkranken, und besonders Goldscheider hat gezeigt, daß bei Intoxikation mit Tetanospasmin dieses Gift die motorischen Ganglienzellen schon angegriffen hat, bevor die Krankheitssymptome erkennbar sind. Bisweilen ist die Erklärung eines bestimmten Farbstoffes im Organismus eine sehr leichte. Füttert man nach der Ehrlich'schen Methode Mäuse mit Derivaten des Paraphenyldiamins, so findet man bei der Sektion der Tiere die Teile, welche das Centrum tendineum des Diaphragmas umgeben, intensiv braun gefärbt, während die peripheren Teile fast farblos sind. Dieselbe Färbung findet man in den Muskeln des Auges, der Zunge und des Kehlkopfes, mikroskopisch findet man eine Braunfärbung der entsprechenden Muskelpartien. Robert Maier hat schon vor Jahren erkannt, daß die Blutversorgung der Muskelsysteme abhängig ist von ihrer biologischen Dignität. Die Zellen kontinuierlich arbeitender Muskelsysteme, wie die oben genannten, haben eine große Zufuhr von Sauerstoff, was sich in der Braunfärbung durch Paraphenyldiamin zeigt. — Nun gibt es einen großen Unterschied zwischen der Wirkung der jetzt genannten chemischen Verbindungen und Stoffe, welche in den Bau des Protoplasmas eintreten. Diese werden assimiliert, treten in den Zusammenhang des Protoplasmas hinein nach vorangegangener chemischer Fixierung. Die Bindung z. B. des Zuckers ist eine chemische. Diesen Nährstoff kann man nicht mittelst Wasser aus den bindenden Zellen entfernen; um ihn in Freiheit zu setzen, muß man ihn erst durch Säuren abspalten. Ehrlich nimmt bei einer solchen chemischen Verankerung, wie bei jeder Synthese, das Vorhandensein zweier bindender Gruppen von maximaler chemischer Verwandtschaft an, welche aufeinander eingestellt sind. Die in den Zellen gelegenen bindenden Gruppen werden von ihm als „Seitenketten“ oder „Rezep-

toren“ bezeichnet, während diejenigen des Nährstoffmoleküls als „haptophore“ Gruppen benannt werden. Das lebende Protoplasma soll also nach Ehrlich eine große Menge Seitenketten besitzen, welche durch ihre chemische Konstitution die verschiedenen Nährstoffmoleküle binden und diese in den Zusammenhang des Protoplasmas aufnehmen. Diese Anschauung über den Bau des Protoplasmanmoleküls ist die Basis geworden von der allgemein bekannten Ehrlich'schen Seitenkettentheorie. — Mit dieser später mehr ausführlich zu beschreibenden Theorie hat Ehrlich die mannigfachen Immunitätsreaktionen auf einfache Vorgänge des cellularen Lebens zurückgeführt. Nach Ehrlich sind also die biologischen Gifte fundamental verschieden von den chemischen. Sie treten wie die Nährstoffe mittels haptophorer Gruppen in den Verband des Protoplasmas ein. Ohne diese Bindung kommt die toxisch wirkende Gruppe dieser Gifte, die toxophore, nicht zur Wirkung.

Bei der Wirkungsweise der Toxine hat man weiter zwei Punkte von grundlegender Wichtigkeit zu beachten: die Spezifität und die Inkubationszeit. Die Spezifität der echten Toxine fällt mit der der lebenden Mikroorganismen zusammen, d. h. ein Mikroorganismus ist vom Immunitätsstandpunkt durch sein Toxin definiert. Der virulente Diphtheriebacillus erzeugt diese und keine andere Krankheit durch das Diphtherietoxin. — Es gibt noch einen besonders hervorragenden Unterschied zwischen der Giftfestigkeit gegen kristalloide Gifte und die der für Bakterientoxine refraktären Tiere. Die Resistenz des Egels gegen Kantharidin ist nur eine relative. Bei fortwährender Steigerung der Dosis gehen die Tiere zugrunde. Injiziert man einem Huhn eine große Menge Tetanustoxin, so geht das Tier nicht nur nicht an der Intoxikation zugrunde, sondern das Gift wird auch nicht gebunden. Es gelingt nämlich, Mäuse und andere Tiere mit tödlichem Tetanus zu vergiften, indem man diesen Tieren das Blut eines infizierten und anscheinend völlig gesunden Huhns injiziert. Das Toxin war nicht gebunden und also auch nicht unwirksam gemacht. Sehr charakteristisch ist für die meisten bisher bekannten Toxine, daß sie nicht momentan oder nach kurzer Zeit, wie die gut bekannten chemischen Gifte, ihre Wirkung entfalten, sondern daß die ersten Erscheinungen der stattgehabten Infektion sich erst nach Ablauf einer bestimmten Zeit äußern. Diese Zeit wird Inkubationszeit genannt. Diese Zeit ist gewissermaßen von der zugeführten Dosis und anderen Faktoren abhängig, doch nur gewissermaßen; bei vielfach tödlichen Dosen bleibt eine Inkubationszeit bestehen, welche durch weitere Erhöhung der Dosis nicht mehr verkürzt wird.

Courmont und Doyen haben gezeigt, daß beim Meerschweinchen die Inkubationszeit für Diphtherietoxin bei der einfach letalen Dosis 15 Stunden ist. Jedoch läßt sich diese Zeit nicht mehr unter

12 Stunden herabdrücken, auch nicht, wenn man außerordentlich große Dosen (90000 fach Dos. laet.) verwendet. Jedoch muß man zugestehen, daß bei einigen Giften, wie z. B. das Schlangengift, welche ganz nach Art der Toxine wirken, keine Inkubationszeit, auch nicht eine sehr kurze, gezeigt werden kann. Injiziert man einem Frosche Tetanusgift, so sieht man unter Umständen die Krankheitssymptome nicht auftreten. Erhöht man aber die Temperatur des Frosches auf 30°, so tritt nach der Inkubationszeit der tödliche Tetanus ein. Mit dem Blute dieses infizierten Frosches gelingt es aber nicht, ein anderes Tier zu infizieren; das Gift war also gebunden. Die Bindungsgruppe des Toxins wirkt also in der Kälte, die krankmachende nur in der Wärme.

Das vornehmste Kennzeichen des Toxins bleibt also das Vermögen, im lebenden Organismus Antitoxine bilden zu können. — Im Jahre 1890 veröffentlichten von Behring und Kitasato in der Deutschen medizinischen Wochenschrift eine Arbeit, worin sie zeigten, daß man die Immunität, die man bei Versuchstieren gegen Diphtherie oder Tetanusgift, also gegen die giftigen von den Mikroorganismen sezernierten Produkte, welche das Krankheitsbild hervorrufen, künstlich hergestellt hat, durch Einverleibung des Blutserums der immunisierten Tiere auf andere, übertragen könne. Sehr leicht ließ sich feststellen, daß das Blutserum immunisierter Tiere keine Toxine mehr enthielt. Behring und Kitasato hatten also eine neue Form der Immunität entdeckt, welche herbeigeführt wurde von im Serum immunisierter Tiere entstandenen Stoffe, welche imstande waren, im Serum infizierter Tiere die sonst tödlich wirkenden Gifte zu neutralisieren. — Die hier entstandenen Stoffe, die Antitoxine, sind ebenso spezifisch wie die Toxine; mit Blutserum von einem gegen Diphtherie immunisierten Tiere kann man nur gegen Diphtherie immunisieren, nicht gegen die spezifischen Produkte anderer krankmachender Mikroorganismen.

Auch im Reagenzglas kann man die immunisierende Kraft der Immunsera zeigen. Mischt man nämlich Toxin, z. B. Diphtherietoxin, in einem Reagenzglas mit dem Serum eines mit dem Toxin vorbehandelten Tieres, so kann man soviel Serum hinzufügen, daß das Toxin gänzlich unwirksam wird. Wiewohl man jetzt sicher ist, daß die Antitoxine direkt auf die Toxine wirken, meinte man früher, daß die beiden Substanzen nicht miteinander reagierten. Man meinte also, daß in einem Toxinserum(= Antitoxin)-Gemisch diese beiden Stoffe nebeneinander vorkämen. Bei der Einverleibung dieses Gemisches stellte man sich vor, das Antitoxin wirke in nicht näher umschriebener Weise derart auf die Zellen des Körpers ein, daß diese befähigt wurden, die infizierenden Toxine zu zerstören. Schon durch eine sehr einfache Probe gelingt es zu zeigen, daß schon

im Reagenzglas Toxin und Antitoxin sich miteinander vereinigen und also nicht frei nebeneinander vorkommen. Sowohl das Toxin wie das Antitoxin diffundieren in Gelatine. Das Toxin diffundiert aber schneller wie das Antitoxin. Bei verschiedenen Toxinen nun kann man durch die Diffusion in Gelatine zeigen, daß sie sich außerhalb des Körpers mit dem Antitoxin verbinden. Übergießt man nämlich eine Gelatinesäule mit einem gelagerten Toxin-Antitoxingemisch, so kann man nach einiger Zeit in der Gelatine weder Toxin noch Antitoxin zeigen.

Noch immer sind die verschiedenen Immunitätsforscher nicht darüber einig, wie die Antikörper, speziell die Antitoxine, im infizierten Körper entstehen. Ehrlich hat das Verdienst, eine zahlenmäßige Untersuchung über antitoxische Immunität und Immunitätssteigerung vorgenommen zu haben. Ehrlich hat zuerst gezeigt, daß man den Gehalt des Serums an Antitoxin durch immer steigende Einverleibung von Toxin steigern kann. Auf diesem Prinzip beruht die gegenwärtige Produktion antitoxischer Sera. Zuerst hat man versucht, Tiere zu immunisieren mit unverändertem Toxin. Behring und Knorr haben aber gezeigt, daß bei diesem Verfahren die Tiere konstant zugrunde gehen. Knorr konnte zeigen, daß durch tägliche Injektionen von $\frac{1}{100}$ der geringsten tödlichen Dosis Tetanustoxin die Meerschweinchen noch eher starben, als wenn sie die einfach tödliche Dosis für normale Meerschweinchen auf einmal erhalten hatten.

Ebenso haben Behring und Kitashima gezeigt, daß man Tiere durch häufige Injektionen von sehr kleinen Dosen des Diphtheriegiftes töten kann, wenn man nur jedesmal $\frac{1}{100}$ der Dosis *laetalis minima* einverleibt. — Die unveränderten Mikroorganismen, besonders bei Diphtherie und Tetanus wurde solches gezeigt, erzeugen nicht nur keine Spur von Antitoxin bei den Versuchstieren, sondern man erzielt nur eine Erhöhung der Empfänglichkeit. — In verschiedener Weise hat man dann versucht, den Immunisierungsakt mittels abgeschwächten Giftes einzuleiten. Behring und Kitasato haben ihre Gifte mittels Jodtrichlorid abgeschwächt. Roux und Yersin erreichten denselben Effekt mittels Lugol'scher Lösung. Fränkel hat die Abschwächung durch Erwärmung herbeigeführt. Ein ebenfalls gegenwärtig vielfach geübtes Verfahren ist die von von Behring empfohlene Immunisierung mittels einem Toxin-Antitoxingemisch, das einen sehr geringen Überschuß von Toxin enthält.

Wie entstehen nun die Antitoxine im Organismus? Wie wir später sehen werden, schreibt Metschnikoff die Fähigkeit der Antitoxinproduktion allein oder doch vor den anderen Körperzellen den großen mononukleären Leukocyten, den sog. Makrophagen zu. Ehrlich und im allgemeinen die meisten Forscher der deutschen Schule sind der Meinung, daß gerade die Zellen, welche das Toxin

an sich binden, das sind also die Gefährdeten, auch die Antitoxinproduktion herbeiführen. Seit man durch die Untersuchungen von Behring und Kitasato wußte, daß ein Antitoxin nur wirksam ist gegen das Gift, von dem es erzeugt wurde, daß das Antitoxin also eine hohe spezifische Wirkung hat, nahm man zuerst an, in dem Antitoxin sei noch stets ein Teil des Toxins enthalten. Buchner besonders meinte, die Antitoxine seien ungiftige Modifikationsprodukte der Toxine, sie wirken also nicht aufeinander wie eine Basis und eine Säure. Nun haben Knorr und Kolle die große Disproportionalität zwischen Toxin und Antitoxin festgestellt. Knorr konnte zeigen, daß immunisierte Pferde außerordentlich viel mehr Antitoxin produzieren, als mit der einverleibten Toxinmenge in Übereinstimmung ist. Tetanuspferde z. B. produzieren gegen eine Toxineinheit 100000 Antitoxineinheiten. Seit diesen Untersuchungen hat man gesehen, daß die alten Buchner'schen Anschauungen nicht mehr haltbar sind. Weiter gibt es noch einen großen Unterschied zwischen der aktiven Immunität, welche durch Vaccinierung (im weitesten Sinne) entsteht und die passive, welche man durch Einverleibung einer gewissen Antitoxinmenge bekommt. Die aktive Immunität hält Jahre hindurch an, die passive ist oft schon nach wenigen Wochen wieder verschwunden. Dieser Unterschied würde nicht bestehen, wenn das Antitoxin ein modifiziertes Toxin wäre. Besonders noch spricht gegen diese Annahme die Tatsache, daß im normalen Serum oft spezifische Antitoxine vorkommen gegen Toxine oder auch gegen gleichartig wirkende Produkte wie die Fermente, ohne daß der Antitoxin produzierende Körper vorher mit den Giften in irgend welcher Weise in Berührung kam. Cobbet entdeckte im Pferdeserum sehr häufig Antitoxin und von Dungern fand sogar im normalen Kaninchenserum ein Antitoxin gegenüber dem auf Seeigelspermatozoen wirkenden Giftstoff der Seesterneier. Salomonsen und Madsen bei diphtherieimmunisierten Pferden. Roux und Vaillard konnten bei gegen Tetanus immunisierten Tieren zeigen, daß man durch öftere Aderlässe diesen Tieren fast die gesamte Menge des Blutes entziehen kann und daß trotzdem das sich neu regenerierende Blut immer wieder denselben antitoxischen Wert hat wie das entnommene. Für die Erklärung des Mechanismus der biologischen Reaktionen, welche ablaufen zwischen der Einverleibung des Toxins und dem Entstehen des Antitoxins, hat besonders die von Ehrlich geschaffene Theorie, die sog. Seitenkettentheorie, sehr viel Nützliches geleistet. Mit einigen Worten haben wir schon von dieser Theorie gesprochen.

Wie schon gesagt, ist, wie die meisten gegenwärtigen Autoren, auch Ehrlich der Meinung, daß nicht nur das Antitoxin keine Modifikation des Toxins vorstellt, sondern daß es als Reaktionsprodukt im infizierten Organismus entsteht und sowohl innerhalb als außerhalb

des lebenden Organismus mit dem Toxin eine feste Verbindung eingeht. Schon haben wir hervorgehoben, daß durch Diffusionsversuche in Gelatine diese feste Verbindung gezeigt werden kann. Besonders Martin und Cherry haben beim Schlangengift, das, mit Ausnahme der Inkubationszeit, nach Art der Toxine wirkt, diese Bindung festgestellt. Durch den Umstand, daß das Schlangengift mehr hitzebeständig ist wie das Antitoxin, gelingt es, die Giftwirkung aus einem Gemisch von Gift und Serum so lange zu restituieren, als die Bindung beider noch nicht erfolgt ist. Es zeigt sich nun, daß beim Erhitzen schon nach kurzer Zeit kein freies Gift wiederzugewinnen ist. Noch in anderer Weise wurde von den Autoren die Bindung zwischen Toxin und Antitoxin nachgewiesen. Bei diesen Versuchen benutzten sie das Filter von Brodie. Dieser zeigte nämlich, daß poröse Filter, deren Poren mit Gelatine ausgefüllt sind, von Flüssigkeiten unter hohem Druck passiert werden, wobei die gelösten Kolloide zurückgehalten werden, während die Kristalloide passieren. Das Toxin verhält sich als ein Kristalloid, das Antitoxin als ein Kolloid. — Bringt man ein äquivalentes Toxin-Antitoxingemisch in das Filter, so kann man, wenn das Gemisch einige Stunden gelagert hat, im Filtrat kein Toxin mehr zeigen, die Toxinmoleküle sind also an denjenigen des Antitoxins gebunden.

Ehrlich folgt der Denkweise der organischen Chemiker, wenn er als Substrat der chemischen Bindung zwischen Toxin und Antitoxin den beiden Komponenten spezifische Atomgruppierungen zuschreibt. Nach dieser für die Seitenkettentheorie grundlegenden Vorstellung besitzt sowohl das Toxin wie das Antitoxin eine bindende Gruppe, von Ehrlich die haptophore genannt, welche, nach dem Ausdruck Emil Fischer's, bei der Einwirkung der Fermente auf ihre spezifischen Substrate aufeinander passen wie Schlüssel und Schloß. Der Grundgedanke der Seitenkettentheorie ist nach Ehrlich nur der, „daß dieselbe haptophore Gruppe der Toxine, welche deren Verankerung an die spezifischen Antitoxine bedingt, auch im Protoplasma der Zelle die Bedingungen für ihre Bindung findet und daß diese Verankerung die erste und vornehmste Bedingung der Toxinwirkung sowohl als der Antitoxinproduktion bildet“. Also müssen auch im Zellprotoplasma wie bei den Antitoxinen haptophore Gruppen sich finden, welche die Bindung der Toxine bedingen. Diese anfangs von Ehrlich als Seitenketten des Protoplasmas bezeichneten Gruppen wurden später von ihm Rezeptoren genannt. Ehrlich schreibt dem Protoplasma der Zellen eine bestimmte Struktur zu.

Das Riesenmolekül des Protoplasmas besteht aus einem Leistungskern, dem Träger der Lebensfunktionen und aus zahlreichen Rezeptoren, welche unter normalen Umständen für die Ernährung der Zellen Sorge tragen. Neben der haptophoren Gruppe nimmt Ehrlich, wie

bekannt, im Toxinmolekül noch eine andere Gruppe an, die toxophore, welche als die eigentliche Trägerin der Giftwirkung zu bezeichnen ist. Also wird das Toxinmolekül zunächst vermittelt seiner haptophoren Gruppe an den Rezeptoren der Zelle verankert und nur auf diese Weise kann die toxophore Gruppe das Protoplasma der Zelle in den Bereich ihrer deletären Wirkung ziehen. Durch die Annahme dieser beiden Gruppen im Toxinmolekül findet nach Ehrlich's Seitenkettentheorie die Inkubationszeit eine befriedigende Erklärung. Die Inkubationszeit ist also das Intervall, gelegen zwischen der Verankerung der haptophoren Gruppen durch die Rezeptoren der Zellen und der Wirkung der toxophoren Gruppe. In die Blutbahn eingeführte Toxine verschwinden fast momentan aus derselben und werden von den Zellen gebunden. Wenn die Verhältnisse für die toxophore Gruppe sehr ungünstig sind, kann man die Inkubationszeit beliebig vergrößern. Bei den schon genannten Versuchen von Courmont und Doyen bezüglich des Tetanustoxins wurde gezeigt, daß das Tetanustoxin sofort aus der Blutbahn verschwand, also gebunden wurde. Tetanus trat erst ein, wenn die Körpertemperatur bis auf 30° erhöht wurde. Die haptophore Gruppe des Toxins wirkt in der Kälte, die toxophore nur in der Wärme.

Nach diesen Vorstellungen dienen die Rezeptoren der Zellen unter normalen Umständen der Ernährung. Die Toxine haben als hochkomplizierte Produkte pflanzlicher oder tierischer Zellen gewisse haptophore Gruppen mit den Nährstoffmolekülen gemeinsam, können sich also ebenfalls an den Rezeptoren des Protoplasmas binden. Wird nun ein Toxinmolekül an die Rezeptoren der Zellen gebunden, so können diese der Wirkung der toxophoren Gruppe unterliegen und absterben. Es kann aber auch sein, und dies geschieht bei der Einverleibung nicht tödlicher Dosen Toximmengen, daß Regenerationsvorgänge in Tätigkeit treten, welche zu einer Neubildung von Rezeptoren führen, welche durch das Toxin ihrer physiologischen Funktion entzogen sind. Ehrlich stellt sich nun vor, daß es nicht nur kommt zu einem Ersatz der ausgefallenen Rezeptoren, sondern daß eine Überregeneration eintritt. Schon Weigert war der Anschauung, daß die Überregeneration des Gewebes bei jedem heilenden Defekt eine große Rolle spiele. Bei der eintretenden Immunität nun kommt es unter dem Einfluß des Reizes, welchen die verankerten Toxinmoleküle auf das Zellprotoplasma ausüben, zu einer weit über das physiologische Maß hinausgehenden Produktion neuer Rezeptoren. Endlich wird die Grenze erreicht, wobei sie nicht mehr gebunden bleiben und also in die Zirkulation übergehen. Hier können sie sich jetzt an den Toxinmolekülen verankern und so die bedrohten Zellen vor deren Bindung und den Körper vor der Infektion schützen. Diese freien Rezeptoren stellen nach der Seitenkettentheorie die Antitoxine dar. Solange die-

selben an den Zellen gebunden sind, ist diese gefährdet, sobald sie in die Zirkulation eingetreten sind, bilden sie bloß durch ihre haptophore Gruppe die Schutzwaffen. — In den Kreislauf eines zweiten nicht vorbehandelten Organismus übertragen sind diese Rezeptoren, diese Antitoxine, die Ursache der erworbenen passiven Immunität. Hier fehlt aber der Ersatz der ausgeschiedenen und zerstörten Antitoxine durch oben beschriebene Regenerationsvorgänge, und wie schon gesagt, ist denn auch die Dauer der passiven Immunität eine viel kürzere, wie die der aktiven. Die wichtigste Bestätigung, welche die Ehrlich'sche Seitenkettentheorie gefunden hat, ist wohl die Entdeckung der schon beschriebenen Präzipitine. Bekanntlich entstehen diese bei der Einverleibung der meist verschiedenen Bakterien und Eiweißstoffe. Die Eiweißstoffe, also wirkliche Nährstoffe, verhalten sich in ähnlicher Weise wie die Toxine. — Auch die Untersuchungen bei den Präzipitinen gaben eine so weitgehende Spezifizität, daß z. B. die Kaseine der verschiedenen Milcharten, welche chemisch als gleichartig erscheinen, sich durch die Präzipitinreaktion als verschiedenartig in ihren bindenden, ihren haptophoren Gruppen dokumentieren. Schon früher haben wir die Untersuchungen von Dungern's erwähnt, worin dieser zeigt, daß Tiere, denen man vor einiger Zeit Präzipitinogen injiziert hatte und die kein Präzipitin mehr im Blute zeigten, bei einer zweiten Einverleibung eines anderen Präzipitinogens neben ein neues Präzipitin auch wieder ein solches gegen das erste Präzipitinogen produzierten.

Bei diesen Untersuchungen wurde noch eine wichtige Tatsache festgestellt. Die vorher aktiv immunisierten Tiere zeigten eine vermehrte Resorptionsfähigkeit gegenüber einer zweiten Eiweißeinverleibung als Kontrolltiere, nur gegenüber demselben Präzipitinogen. In der Sprache der Seitenkettentheorie würde man sagen: im Organismus spezifisch immunisierter Tiere sind Rezeptoren neu entstanden, welche nur bestimmten Präzipitinogenen, das sind die, welche bei der Vorbehandlung benutzt wurden, angepaßt sind und die zu anderen Präzipitinogenen resp. Eiweißkörpern keine Verwandtschaft besitzen. Gleichfalls konnte Römer zeigen, daß bei lokaler Abrinimmunität des einen Auges dieses Auge weit mehr Abrin zu binden imstande ist, als das nicht immunisierte. Die bindenden Rezeptoren sind also noch Teile des Protoplasmas, sie sind noch nicht abgestoßen, d. h. noch nicht zu Antitoxin geworden. — Später gelang es Ehrlich, der Seitenkettentheorie eine erhebliche Ausdehnung zu geben durch ihre Gültigkeit, für das Gebiet der cytotoxischen Vorgänge zu beweisen. Wenn wir einem Versuchstiere zelliges Material, rote Blutkörperchen, Leukocyten, Spermatozoen und, wie wir nachher sehen werden, auch Mikroorganismen injizieren, so bekommt das Blutserum dieser Versuchstiere die Fähigkeit, die betreffenden Zellen aufzulösen.

— Wir haben schon gesagt, daß die im Serum immunisierter Tiere als Reaktionsprodukte entstandenen Lysine komplexer Natur sind und eine thermostabile und eine thermolabile Gruppe besitzen, welche hinsichtlich den Hämolysinen von Ehrlich resp. Ambozeptor und Komplement genannt werden. Ehrlich stellt das Komplement völlig verantwortlich für die hämolytische Wirkung. Das Komplement hat aber keine haptophore Gruppe, um sich an eine entsprechende haptophore Gruppe der roten Blutzellen zu binden. Diese Bindung nun wird von dem Ambozeptor herbeigeführt, die also zwei haptophore Gruppen besitzen soll, von denen die eine das Komplement, die andere die rote Blutzelle verankert.

Die lösende Gruppe des Komplements nennt Ehrlich die zymotoxische. Erzwingt man durch Immunisierung in analoger Weise, wie bei den Antitoxinen beschrieben wurde, eine übermäßige Neubildung dieser mit zwei haptophoren Gruppen versehenen Seitenketten, so werden auch diese als Ambozeptoren abgestoßen. Bekanntlich entstehen, wenn man Versuchstieren Blutkörperchen einer fremden Tierart und im allgemeinen zelliges Material injiziert, in dem Blute dieser Tiere neben den Hämolysinen zusammenballende Stoffe, die Agglutinine. — Auch diese entstehen nach der Seitenkettentheorie als Reaktionsprodukte der Zellen, woran das Agglutino-gen gebunden wird. Die entstandenen Agglutinine besitzen neben der haptophoren Gruppe noch eine zweite, welche die eigentliche Agglutination herbeiführt. Die Seitenketten, welche nur eine haptophore Gruppe besitzen, im freien Zustande Antitoxine genannt, bezeichnet Ehrlich als Rezeptoren erster Ordnung. Rezeptoren zweiter Ordnung sind diejenigen, welche neben der haptophoren Gruppe noch eine spezifisch wirkende, wie die Agglutinine, besitzen. Die Rezeptoren dritter Ordnung besitzen zwei haptophore Gruppen. Die eine verankert sich an der Zelle (rotes Blutkörperchen, Leukocyt, Mikrobe), der zweite an das Komplement, welches die lösende Wirkung herbeiführt.

Wenn wir jetzt in den Vordergrund setzen, daß jede Infektion verursacht wird durch die giftigen Sekretionsprodukte der pathogenen Mikroorganismen und daß eine Mikrobe nur krank machen kann, wenn sie in irgend welcher Weise diese giftigen Produkte innerhalb des Organismus in Freiheit setzen kann, dann wird es deutlich, daß die Antitoxinbildung das Wesen der erworbenen Immunität darstellt. Schon in seiner ersten Publikation über die Seitenkettentheorie legt Ehrlich besonderes Gewicht auf die Entstehung der Antitoxine (hinlänglich Untersuchungen beim Tetanustoxin) in den empfindlichen Organen. Wiewohl Metschnikoff im allgemeinen meint, daß es nicht die fixen gefährdeten Gewebszellen sind, welche die Antitoxinprodukte herbeiführen, so darf er jedoch nicht, wie beim Mechanismus

der natürlichen Immunität, die Leukocyten mit absoluter Sicherheit als die Ursache der erworbenen Immunität, also als die Erzeuger der Antitoxine ansehen.

Nachdem Dönitz die Ansicht ausgesprochen hatte, daß beim Kaninchen nicht nur das Gehirn, sondern auch andere Organe imstande sein sollten, das Tetanustgift zu binden, haben Roux und Borrel diese Organe festgestellt. Spritzt man bei einem Kaninchen, dessen Disposition lange noch nicht so groß ist, wie die des Meerschweinchens, Tetanustgift intracerebral ein, so unterliegt das Tier innerhalb kurzer Zeit der Infektion. Bei subkutaner Einverleibung erkrankt das Tier nicht oder nur sehr leicht. Nach Roux und Borrel beruht der Schutz des Kaninchens gegenüber der subkutanen Einverleibung nicht auf einer relativen Empfindlichkeit des Gehirns, sondern darauf, daß der größte Teil des Giftes in anderen Organen, also bevor es sich an der Gehirnssubstanz binden kann, vernichtet wird. Das viel mehr empfindliche Meerschweinchen ist daher so wenig geschützt, weil gerade die Zellen anderer Organe diese bindende Kraft nicht besitzen und also die ganze injizierte Quantität des Giftes ins Gehirn kommt. Die Immunisierung eines Meerschweinchens gelingt nicht mit wiederholten Einverleibungen sehr geringer Toxinmengen. Das Tier geht zugrunde. Beim Kaninchen hingegen kommt es innerhalb kurzer Zeit zur Antitoxinbildung und das Tier wird immun. Besonders infolge der Untersuchungen von Knorr meint Metschnikoff, daß das Antitoxin außer im Nervensystem auch noch in anderen Organen gebildet wird. — Knorr konnte zeigen, daß im Blute des tetanuskranken Kaninchens schon lange Tetanusantitoxine nachweisbar waren, als die Beine noch die typischen Tetanuskontrakturen zeigten. — Bei Meerschweinchen dagegen, welche nach Einverleibung einer nicht tödlichen Dosis dieses Giftes krank geworden waren, zeigte das Blut auch nach der Heilung fast keine Antitoxinwirkung. Metschnikoff nimmt an, daß im Blute des Hundes und des fast refraktären Huhnes Antitoxin produzierende Zellen in bedeutend höherem Grade vorhanden sind, als im Körper des Meerschweinchens.

Beim Huhn werden nach Knorr große Mengen Tetanustgift gebildet zu einer Zeit, wenn die Krankheitssymptome noch im Fortschreiten begriffen sind. Weiter konnte Metschnikoff zeigen, daß beim Huhn eine mehr oder weniger ausgeprägte Leukocytose eintritt, je nachdem der Krankheitsverlauf ein günstiger ist. Ruft man beim Huhn eine aseptische Entzündung durch irgend welche sterile chemische Verbindung hervor, so findet man in dem Entzündungsherd eine große Anzahl weißer Blutkörperchen wie im Blutkreislauf. Infiziert man ein vorbehandeltes Huhn mit Tetanustgift, so kann man bald zeigen, daß das entzündliche Exsudat eher imstande ist, ein Versuchstierchen tetanuskrank zu machen, als eine eben so große

Quantität injiziertes Blut. Metschnikoff hält es also für nicht ausgeschlossen, daß auch die weißen Blutkörperchen beim Tetanus zu den Antitoxin produzierenden Zellen gehören. Noch andere Versuche werden von Metschnikoff angestellt, um zu zeigen, daß mit großer Wahrscheinlichkeit auch diese Zellen dem infizierten Körper den Giftschutz verleihen. Erstens wird nach den Untersuchungen von Chatenay durch die verschiedensten tierischen und pflanzlichen Gifte, Diphtherie- und Tetanustoxin eine bedeutende Leukocytose hervorgerufen. Beim Meerschweinchen bewirkt erst die hundertfach tödliche Dosis eine negative Chemotaxis gegenüber dem Tetanusgift. Okkupiert man einen großen Teil der Leukocyten durch Injektion indifferenten Stoffe, so führt nach Metschnikoff eine Dosis eines Giftes, welche sonst nur vorübergehend krank macht, den Tod herbei. Einen indirekten Beweis sieht Metschnikoff weiter in den Untersuchungen von Vaillard und Vincent, welche zeigen konnten, daß ein Meerschweinchen bei Injektion mit lebenden, gifthaltenden Bazillen (Tetanus) reagierte mit einer aktiven Leukocytose, wobei die Leukocyten den Mikroorganismus in sich aufnahmen und vernichteten. Analoge Verhältnisse wie bei den Toxinen, welche man nur durch das Tierexperiment nachweisen kann, haben Metschnikoff, Roux und Borrel bei den giftigen Alkaloiden, besonders bei dem Atropin gefunden. Roux und Borrel injizierten Kaninchen, welche gegen dieses Gift bei subkutaner Einverleibung fast immun sind, eine kleine Menge dieses Alkaloids in das Gehirn und sahen nun, daß ein hundertster Teil der Dosis, gegen welche das Kaninchen noch immun ist bei Einverleibung in die Blutbahn, jetzt die Krankheitserscheinungen zum Vorschein ruft.

Von Calmette wurde nun 0,2 ccm dieses Giftes intravenös injiziert. Nach Entnahme des Blutes wurde dieses durch Centrifugierung in Plasma und rote und weiße Blutkörperchen gesondert. Injiziert man nun bei Versuchstieren das Plasma und eine gleich große Quantität der Leukocyten, so sieht man bei der Einverleibung des Plasmas nur vorübergehende Krankheitserscheinungen auftreten, während die Leukocyten oft den Tod herbeiführen. Die Giftigkeit der Leukocyten nimmt nach der Injektion zu, die des Plasmas nimmt ab. Hier hat man also ein Beispiel für das Resorptionsvermögen der Leukocyten einem chemischen Gifte gegenüber. Bei Arsenvergiftung kann man eine deutliche Abnahme der Leukocyten im Blute konstatieren, indem Tiere, welche an Arsen gewohnt sind, dieses Gift mittels der Leukocyten aufnehmen, worin man es quantitativ nachweisen kann. Besonders von der Kobert'schen Schule wurde nachgewiesen, daß auch andere chemische Verbindungen, wie Eisenoxysaccharat und die löslichen Silbersalze (Samoiloff), quantitativ von den Leukocyten resorbiert werden. Nach Metschnikoff liegt also

die Frage nahe, ob die Phagocyten, welche so viele Gifte quantitativ resorbieren können, auch nicht die Antitoxinbildner sind.

Es sind noch nur wenige Jahre her, daß Madsen, Ehrlich's früherer Mitarbeiter, und der Stockholmer Chemiker Svante Arrhenius versucht haben, die Vorgänge, die der Wirkung der Toxine und Antitoxine zugrunde liegen, mit Hilfe der Vorstellungen der physikalischen Chemie zu untersuchen. Arrhenius und Madsen haben ihre Untersuchungen angefangen mit dem Studium der Hämolyse, der Auflösung von roten Blutkörperchen unter dem Einfluß chemisch bekannter Blutgifte und das Hämolsin des Tetanusbacillus, des von Ehrlich entdeckten Tetanolsins. Eine 2½-prozentige gut ausgewaschene Emulsion von Pferdeblutkörperchen in physiologischer Kochsalzlösung oder Rohrzuckerlösung wurde der Einwirkung einer NH_3 - oder NaOH-Lösung und dem Tetanolsin ausgesetzt. Der Grad der Hämolyse wurde bestimmt durch Vergleichung mit einer Pferdeblutlösung, worin all das Hämoglobin unter dem Einfluß des stark hämolytisch wirkenden destillierten Wassers aus den Blutzellen getreten war. Es ergab sich, daß mit zunehmender Menge der Blutgifte die Hämolyse ungefähr proportionell dem Quadrat der Toxin-konzentration zunimmt. Wurde nun einerseits der Prozentgehalt an roten Blutkörperchen variiert, andererseits die Menge des Toxins, so zeigte sich, daß unter dem Einfluß von NH_3 und NaOH bei wachsender Blutkonzentration endlich die Hämolyse nicht mehr eintritt. Trägt man den Prozentgehalt des Blutes auf die Abszisse, den Grad der Hämolyse als Ordinate auf, so stellt der Anfangsteil der Kurve eine gerade Linie dar, solange die Blutmengen noch so gering sind, daß komplette Hämolyse eintritt. Bei wachsender Blutkonzentration sinkt die Kurve schließlich wieder ab (das gesamte Hämolsin ist gebunden). Die Form dieses Maximums ist bald spitzer, bald flacher, abhängig von der verschiedenen Festigkeit der Bindung an die Blutkörperchen. Dieses Maximum ist beim Tetanolsin nicht mit absoluter Sicherheit erkennbar. Andererseits liegt dieses schwache Maximum schon bei einer viel geringeren Blutkonzentration, als bei den chemischen Hämolsinen. Die Bindung des Tetanolsins an die Blutkörperchen ist also eine sehr schwache und tritt so langsam ein, daß auch noch der Anteil wirksam ist, der sonst noch verankert werden könnte. Bei den chemischen Giften wird ein Teil so schnell gebunden, daß nur der Überschuß bei der Hämolyse wirksam ist.

Wie bei den verschiedenen Mikrobengiften tritt auch die Wirkung des Tetanolsins auf die roten Blutkörperchen nicht sofort ein, sondern erst nach einer gewissen Inkubationszeit. Bei der Messung der Reaktionsgeschwindigkeit der Hämolyse kamen Arrhenius und Madsen zu anderen Resultaten. Sie ließen einen Überschuß von Toxin eine bestimmte Zeit auf gleiche Blutmengen einwirken (die

Blutmengen wurden gleich 100 gesetzt); die Hämolyse wurde durch Abkühlen unterbrochen, die Blutkörperchen abcentrifugiert und der Grad gemessen. Die Menge der gelösten Blutkörper in der Zeiteinheit ist abhängig von der Zahl der noch vorhandenen $(100 - x)$ ungelösten. Also gilt folgende Gleichung:

$$\frac{dx}{dt} = K(100 - x)$$

$$\text{oder integriert } \frac{100 - x_0}{100 - x_1} = K(t_1 - t_0).$$

Während des Versuches wächst K sehr rasch an. Das will nach Arrhenius und Madsen sagen, daß die Hämolyse erst dann eintrat, wenn die ersten Membranen der Blutkörperchen nachgeben und der Farbstoff austreten kann. Bei weiteren Versuchen wurde gezeigt, daß die doppelte Menge Hämolsin in der halben Zeit dieselbe Wirkung hat, wie die halbe in der doppelten Zeit, die Reaktionsgeschwindigkeiten sind also proportional den Hämolsinkonzentrationen.

Bei ihren Untersuchungen anlässlich der Beziehungen zwischen Toxinen und Antitoxinen wurde zuerst festgestellt, daß für das Tetanolysin und seine Absättigung durch das Antitoxin ganz ähnliche Gesetze gelten, wie beim Absättigen von schwachen Basen mit schwachen Säuren. Arrhenius und Madsen wählten als Hämolsin Ammoniak und als Antihämolsin Borsäure. Auch bei dem Diphtherietoxin und Antitoxin wurden von Arrhenius und Madsen ähnliche Verhältnisse konstatiert. Ehrlich, der schon früher erkannt hatte, daß Tetanolysin und Antitoxin schwache Affinitäten besitzen, meint noch stets, daß das Diphtheriegift und sein Antitoxin miteinander reagieren wie Stoffe mit starken Affinitäten.

Früher wurde schon von Ehrlich festgestellt, daß beim Lagern eines Diphtheriegiftes das Neutralisationsvermögen gegenüber dem Antitoxin häufig erhalten bleibt, während die Giftigkeit erheblich abnimmt.

Ehrlich nimmt an, daß von den beiden Gruppen des Toxinmoleküls die haptophore während des Lagerns intakt bleibt, die toxophore hingegen geschädigt wird. Das Toxin behält also das Neutralisationsvermögen, verliert aber einen Teil der Giftigkeit. Die entstandenen Produkte nennt Ehrlich Toxoide. Auch Arrhenius und Madsen haben das Entstehen der Toxoide festgestellt.

Da die chemische Struktur der Toxine uns völlig unbekannt ist, bedient man sich zur Bestimmung der Giftigkeit einer Toxinlösung des Meerschweinchens und bezeichnet als Dosis laetalis (DL) diejenige Menge Gift, welche ein Meerschweinchen von 250 g Körpergewicht

sicher innerhalb 5 Tagen tötet. Als eine Immunitätseinheit bezeichnete man diejenige Antitoxinmenge, welche 100 DL vollkommen neutralisiert. Mischt man eine Immunitätseinheit mit abgestuften Mengen Gift, so kann man zwei Grenzwerte erreichen. Der eine wird als Limes Null (L_0) bezeichnet und ist vollkommen neutral, während der andere Grenzwert, Limes Tod ($L_{\frac{1}{2}}$), diejenige Menge Gift darstellt, die bei Zufügung von einer Immunitätseinheit (1 I.E.) gerade soweit abgesättigt ist, daß eine DL übrig bleibt. Nun sollte man erwarten, daß unter normalen Umständen $L_{\frac{1}{2}} - L_0 = DL$ oder das $L_0 + DL = L_{\frac{1}{2}}$. Dem ist aber nicht immer so. Hat man bei einem frischen Gift L_0 bestimmt, so muß man oft verschiedene DL hinzufügen, bevor $L_{\frac{1}{2}}$ auftritt. Ehrlich nun meint, daß der Diphtheriebacillus zwei Gifte sezerniert, das sehr giftige Toxin, das den akuten Diphtherietod herbeiführt, und das viel weniger giftige Toxon, das als die Ursache der diphtheritischen Spätlähmungen anzusehen ist.

Die Affinität des Toxins zum Antitoxin ist nach Ehrlich viel größer, als die Affinität des Toxons zum Antitoxin. Fügt man also bei L_0 eine DL, so wird ein Toxon in Freiheit gesetzt. Erst wenn alle Toxone in Freiheit gesetzt sind, führt die Hinzufügung einer DL den Diphtherietod herbei. Ehrlich nennt in $L_{\frac{1}{2}} - L_0 = D$, D die Toxonzone. Arrhenius und Madsen, welche der Meinung sind, daß es sich hier handelt um Stoffe mit schwachen Affinitäten, schreiben die Toxonerscheinungen einem Gemische zu, worin neben gebundenem Toxin-Antitoxin auch noch freies Toxin und Antitoxin vorkommt. Die hauptsächlichste experimentelle Grundlage dieser Meinung ist ein Versuch von Madsen und Walbum, welcher ausgeführt worden ist, um die Reversibilität der Verbindung von Diphtherietoxin und Antitoxin zu zeigen.

Arrhenius und Madsen hatten schon früher gefunden, daß die Diffusionsgeschwindigkeit des Diphtherietoxins in Gelatine eine erheblich größere ist, als die des Antitoxins. Madsen und Walbum versuchten nun, aus der Verbindung Toxin-Antitoxin, welche nach den Vorstellungen von Arrhenius und Madsen neben gebundenem Toxin auch noch freies enthält, das Toxin wieder zu gewinnen, indem sie die Gemische über Gelatine schichteten. Unter der Voraussetzung, daß die Verbindung reversibel ist, war zu erwarten, daß freies Toxin in die Gelatine hineindiffundiert. Es müßte, wenn Toxin durch Diffusion das System verläßt, immer wieder freies Toxin entstehen, das seinerseits wieder in die Gelatine eindringt. Die Autoren bemerkten schon auffallenderweise, daß die Trennung des Toxins durch Diffusion nur bei frischen Gemischen stattfände. Eine Nachprüfung ihrer Experimente hat mir nun ergeben, daß Gemische, welche vorher bei niedriger Temperatur längere Zeit gestanden haben und dann auf Gelatine aufgegossen werden, um so weniger Toxin diffundieren lassen,

je länger dieselben vorher gelagert haben. Angesichts des Umstandes, daß Morgenroth neuerdings gezeigt hat, daß die Bildung von Diphtherietoxin-Antitoxin *in vitro* relativ langsam verläuft, kann aus diesen Versuchen, ebenso wie aus den entsprechenden negativen von Madsen und Walbum nur geschlossen werden, daß eine Dissoziation des gebundenen Toxins überhaupt nicht mehr stattfindet und daß nur dasjenige Toxin in die Gelatine diffundieren kann, welches eben noch nicht von Antitoxin gebunden ist. Die Bindung von Toxin und Antitoxin geht übrigens im tierischen Organismus erheblich rascher vor sich wie *in vitro*, wie auch von Morgenroth längst betont worden ist. Ich konnte in mehrfachen Versuchen zeigen, daß Gemische von Diphtherietoxin und Antitoxin, welche Meerschweinchen in die Bauchhöhle injiziert und von denen nach 6 Stunden möglichst viel wieder gewonnen wurde, kein freies Toxin mehr enthalten, wie sich durch Aufsichtigen auf Gelatine und Prüfung der Giftigkeit der Gelatine nach 2 Monaten ergab. Also ist die Reversibilität der Verbindung von Diphtherietoxin und Antitoxin durch die Diffusionsproben mit nachfolgender Prüfung der Gelatine nicht bewiesen.

Auch auf andere Weise bin ich zu dem Schluß gekommen, daß im Diphtheriegift zwei verschiedene Giftsubstanzen im Sinne Ehrlich's vorhanden sind, Toxin und Toxon. Beide unterscheiden sich durch ihre charakteristische pathogene Wirkung im Tierversuch. Die Toxine führen den akuten Diphtherietod herbei, die Toxone geben die sog. Spätlähmungen. Es gelingt namentlich durch ein geeignetes Dialysationsverfahren, aus der Giftbouillon selbst das Toxin und das Toxon voneinander zu trennen. Schon früher war es mir aufgefallen, daß diejenigen Versuchstiere, welche mit einer nicht tödlichen Dosis Gift aus den untersten Teilen der oben genannten Gelatine infiziert wurden, niemals Spätlähmungen zeigten. Mit Ehrlich konnte man also annehmen, diese Gelatine sei toxonfrei; die Diffusionsgeschwindigkeit in der Gelatine ist beim Toxon kleiner wie beim Toxin. Bringt man eine Giftbouillon in ein Gefäß, dessen Boden von einer Membran (bei meinen Versuchen benutze ich das menschliche Amnion) geformt wird und setzt man das Gefäß in einen kugelförmigen Kolben, so dialysiert schon unter normalen Umständen das Diphtheriegift, aber sehr langsam. Wird nun der Druck in das die Giftlösung enthaltende Gefäß mittels eines an der Seite des Gefäßes angebrachtem Gebläse erhöht, so wird die Membran aufgeblasen und gespannt. Wird nun die Flüssigkeit im umgebenden Kolben fortwährend gewechselt, so kann man nach einiger Zeit auch mit sehr großen Dosen der Giftbouillon den Diphtherietod nicht mehr herbeiführen. Wohl aber zeigen die Tiere nach einigen Wochen die typischen Spätlähmungen, die sog. Toxonerscheinungen. Die Möglichkeit, daß eine bestimmte in Lösung sich befindende Substanz durch eine bestimmte Membran

dialysiert, wird von dem Verhältnis des Molekularvolumens zur Porenweite der Membran abhängen, und die Tatsache, daß Kolloide nicht dialysieren, findet darin ihre Erklärung, daß ihr Molekularvolumen im Verhältnis zur Porenweite der Membran ein zu großer ist. Wie oben beschrieben, ist es möglich, die Porenweite einer tierischen Membran willkürlich in einem ganz bestimmten Maße durch Erhöhung der Spannung zu vergrößern. Die Toxone haben also nicht nur eine andere pathogene Wirkung, sondern unterscheiden sich auch von den Toxinen durch ein größeres Molekularvolumen. Es ist also von sehr großem Interesse, ob die so sehr verschiedenen Symptome einer Infektionskrankheit von ein und demselben Gift oder von verschiedenen Giften verursacht werden.

Wir wissen also, daß die Infektionskrankheiten nicht von den Mikroorganismen selbst, sondern von deren giftigen Sekretionsprodukten verursacht werden. Sind einmal diese Stoffe neutralisiert von den Antitoxinen und sind die Antitoxine in großer Quantität sezerniert, so wird vorläufig der Organismus von den Mikroorganismen nicht mehr gefährdet. Jedoch sollen auch die Mikroben vernichtet werden, denn die Antitoxine können aus dem Kreislauf verschwinden und die Mikroorganismen können wieder virulent werden, d. h. dieselben können die Fähigkeit, Toxine zu produzieren, zurückbekommen. Wir haben schon gesagt, daß es Tiere gibt, welche eine gewisse Form natürlicher Immunität besitzen, und daß andererseits Tiere, welche diese Immunität nicht besitzen, dieselbe durch Vaccination bekommen können. Wir haben schon gesehen, daß es allerdings für die Antitoxine nicht bewiesen ist, daß dieselben von den Leukocyten produziert werden. Bei der Vernichtung der Mikroorganismen bei der natürlichen und künstlichen Immunität kann man die Rolle der Leukocyten viel besser verfolgen. — In den Vordergrund muß man immer setzen, daß ein virulenter Mikroorganismus für ein natürlich immunes Tier gar nicht virulent ist, daß also die sezernierten Toxine nicht imstande sind, das Tier in irgend welcher Weise zu schädigen.

Injiziert man bei solchen Tieren virulente Mikroorganismen in die Peritonealhöhle oder subkutan, so kann man sehen, daß die negative Chemotaxis schnell in eine positive umgewandelt wird und daß die Mikroorganismen ohne vorangegangene Toxinzerstörung von den polymorphkernigen Leukocyten aufgenommen werden. Schon im Jahre 1880 hat Pasteur festgestellt, daß das Gift der Hühnercholera, welches beim Meerschweinchen nur lokale Abzeßbildung hervorruft, noch lange im Eiter seine volle Virulenz behält. Kaninchen, welche eine sehr starke Disposition besitzen, gehen bei der Einverleibung einer sehr geringen Menge des Eiters schnell zugrunde.

Bei den mit natürlicher Immunität behafteten Tieren verschlingen die Leukocyten vollvirulente Bakterien. Wie schon beschrieben ist,

wird die Aufnahme der Mikroorganismen durch aktive Bewegungen seitens der Leukocyten ausgeführt. Nach Metschnikoff ist, und mit Recht, die Aufnahme der Mikroorganismen nicht bloß ein rein mechanischer Vorgang, sondern ein physiologischer. Die Aufnahme wird beherrscht von der Chemotaxis. Üben die Mikroorganismenprodukte einen positiven Reiz aus, so geschieht die Aufnahme. Üben aber die Toxine einen negativen Reiz aus, so vermehren die Mikroorganismen sich, ohne durch die Leukocyten aufgenommen zu werden, sie sezernieren ihr tödliches Gift und verursachen die Infektionskrankheit.

Man weiß, daß es Sera gibt, welche imstande sind, in vitro die roten Blutkörperchen einer bestimmten oder mehrerer Tierarten zur Auflösung zu bringen. In dem Serum kommt also ein natürliches Hämolyisin vor. Werden diese Sera auf 56° erwärmt, so verlieren dieselben ihre hämolytische Wirkung, werden aber vom Normalserum wieder aktiviert: die hämolytischen Normalsera haben also höchstwahrscheinlich dieselbe Konstitution wie die Immunsera. Dasselbe gilt auch für die verschiedenen bakteriolytisch wirkenden Sera. Dieselben werden, sei es, daß sie von natürlich immunen Tieren stammen oder daß sie als Reaktionsprodukte entstanden sind, bei 56° inaktiv, können aber ebenfalls von normalem Serum wieder aktiviert werden.

Auch hier beruht die keimvernichtende Wirkung auf der Fähigkeit eines komplex zusammengesetzten Lysins und nicht, wie noch von einigen wenigen Autoren angenommen wird, auf der Wirkung eines einheitlichen Stoffes. — Wie entstehen nun im immunisierten Körper die Bakteriolyisine, die Stoffe, welche die Mikroorganismen zur Lösung bringen? Im Jahre 1894 entdeckte Pfeiffer, daß im Blute von Tieren, die gegen Cholera immunisiert waren, Cholera-bazillen zugrunde gehen und daß die Mikroorganismen auch in der Bauchhöhle vernichtet werden. Bringt man ein Immunserum mit Choleravibrionen gemischt in die Bauchhöhle eines nicht immunisierten Meerschweinchens, so kann man folgendes wahrnehmen: Schon nach sehr kurzer Zeit haben die sonst sehr beweglichen Vibrionen diese Beweglichkeit verloren. Dann kann man konstatieren, daß diese Mikroorganismen von den verschiedenen Anilinfarbstoffen nicht mehr so gut gefärbt werden wie vorher, dann werden dieselben in Granula umgewandelt und endlich werden auch diese gelöst. Diese Reaktion, das Pfeiffer'sche Phänomen genannt, ist noch immer die Basis der heutigen Lysinlehre. Den beschriebenen Vorgang der Abtötung konnte Pfeiffer unter dem Mikroskop im hängenden Tropfen verfolgen, wenn er von Zeit zu Zeit verschiedene aus der Bauchhöhle entnommene Proben untersuchte. Von Metschnikoff und seinen Schülern wurde dann alsbald nachgewiesen, daß man das ganze Pfeiffer'sche Phänomen von Anfang an im Reagenzglase sich ab-

spielen lassen kann. Die Bakteriolyse tritt nämlich auch ein, wenn man, anstatt Mikroorganismen und Immunserum in die Bauchhöhle zu bringen, an das Serum-Mikroorganismengemisch nur etwas Peritonealflüssigkeit aus der Bauchhöhle eines normalen Versuchstieres hinzufügt. Bordet entdeckte später, daß man anstatt der Peritonealflüssigkeit auch normales Serum benutzen kann und daß sogar die Lösung eintritt, wenn man nur Sorge trägt, das Immunserum in ganz frischem Zustande zu verwenden. Bekanntlich geht beim Lagern des Immunserums die thermolabile Substanz zugrunde, von Ehrlich, Metschnikoff und Bordet resp. Komplement, Cytase und Alexin genannt. Sofort nach der Entdeckung der Pfeiffer'schen Immunitätsreaktion versuchte Metschnikoff, die Entdeckungen Pfeiffer's mit seiner Phagocytenlehre in Übereinstimmung zu bringen, und noch jetzt ist man nicht darüber einig, ob die Cytase als eine gelöste Substanz im Organismus vorkommt oder ob dieselbe sich in den Leukocyten befindet und nur bei der Phagolyse, der Auflösung der Leukocyten, frei wird. Die Phagolyse tritt besonders bei der Gerinnung des Blutes auf. Seine Ansicht stützt Metschnikoff auf verschiedene Experimente, wobei gezeigt wurde, daß der Cytasegehalt des Blutes bei Abwesenheit der Phagolyse nur sehr gering ist. So findet man an Stellen des Organismus, wo sich keine Leukocyten befinden, wie in der vorderen Augenkammer auch keine Cytase. Auch werden die Cytasen im Blutplasma, das nur Fibrinogen und des Ausbleibens der Phagolyse wegen kein Fibrinferment enthält, auch keine Cytase. Allerdings finden sich Cytasen im Blutplasma, dessen Gerinnung durch Zusätze verschiedener chemischer Verbindungen, wie z. B. von oxalsaurem oder zitronensaurem Natrium verhindert ist, aber hier nimmt Metschnikoff an, daß wenigstens ein Teil der Leukocyten von den chemischen Agentien zugrunde gegangen ist. Hier gegenüber haben Pfeiffer, Marx und Moxter betont, daß die von leukocytenreichen Exsudaten stammenden Flüssigkeiten häufig weniger baktericid sind, als das Blutserum derselben Tiere. Metschnikoff, der schon seit lange, wie bekannt, verschiedene Arten von Phagocyten unterscheidet, hat hiergegen erwähnt, daß der Cytasegehalt gerade von diesen verschiedenen Arten abhängig ist. Im allgemeinen unterscheidet Metschnikoff Mikrophagen und Makrophagen. Man kann nach Buchner und Gengou beliebig Exsudate erzeugen, welche fast allein Mikrophagen oder welche nur Makrophagen enthalten. Um Exsudate zu erzeugen, welche reichlich Mikrophagen enthielten, injizierte Buchner Hunden und Kaninchen Glutenkasein in die Brusthöhle. Nach 24 Stunden kann man der Brusthöhle eine Flüssigkeit entnehmen, welche fast ausschließlich Mikrophagen enthält. Um makrophagenhaltige Exsudate zu erhalten, muß man nach Gengou bei Versuchstieren ausgelaugte, rote Blutkörperchen von

Meerschweinchen in die Brusthöhle injizieren. Die nach 2 Tagen entstandene visköse Flüssigkeit enthält nur Makrophagen. In der gleichen Weise erhaltene Flüssigkeiten wurden durch Gengou zentrifugiert und die Leukocyten mit physiologischer Kochsalzlösung gewaschen. Sodann wurde eine Suspension der Zellen in Bouillon gemacht und dieselben der Kälte ausgesetzt, um die Leukocyten zu töten und die Cytase in Freiheit zu setzen. Gengou konnte nun feststellen, daß das Extrakt der Makrophagen stets eine höhere baktericide Kraft hatte, als das entsprechende Blutserum. Auch Pfeiffer konnte nachweisen, daß im Exsudat, durch Aleuroneinspritzung in die Brusthöhle eines Kaninchen entstanden, viel Cytase gewonnen werden konnte. Durch sorgfältige Waschung der Zellen kann man diese völlig cytasefrei machen. Auch durch diese Versuche ist Metschnikoff nicht überzeugt und nimmt an, die Cytase sei durch das häufige Waschen künstlich entfernt worden.

Oft wird angenommen, die Phagocytentheorie befinde sich in völligem Gegensatz zu der Auffassung der meisten deutschen Forscher, besonders zu der Ehrlich'schen Seitenkettentheorie. Metschnikoff selbst kann sich dieser Auffassung nicht anschließen. Nach dem berühmten französischen Forscher versucht die Seitenkettentheorie nur tiefer in den Mechanismus der Vorgänge einzudringen, welche sich zwischen den Bakterien und den Zellen abspielen. Wird eine nicht tödliche immunisierende Menge Mikroorganismen dem Körper einverleibt, so verbinden diese sich mit den gefährdeten Zellen mittelst entsprechenden Rezeptoren. Die unter normalen Bedingungen für die Ernährung der Zellen Sorge tragenden Rezeptoren können diese Funktion nicht mehr ausüben und die Zelle, vorausgesetzt, daß dieselbe nicht zugrunde geht, bildet eine große Menge neuer Rezeptoren, welche schließlich in die Körperflüssigkeiten übergehen. Ehrlich nennt dieselben Ambozeptoren, sie binden einerseits das infizierende Bacterium, andererseits das Komplement und bringen mit demselben die Mikrobe zur Lösung. Ohne die Intervention der Zwischenkörper kommt es nicht zu einer Verkettung zwischen Bakterienkörper und Komplement. Nach der Phagocytentheorie wird eine immunisierende Menge Mikroorganismen von den Phagocyten aufgenommen und im Innern dieser Zellen verdaut. Auch Metschnikoff nimmt an, daß diese Verdauung zur Ambozeptoren-(Fixateur-)Produktion führt, welche zum Teil in das Blutplasma übertreten. Nach dieser Auffassung handelt es sich um eine erhöhte Produktion eines der beiden bei der intracellulären Verdauung gebildeten Fermente. Metschnikoff hält es für unnützlich, die besonderen Bestandteile des in die Zirkulation übergehenden Fermentes näher zu präzisieren. Ehrlich, Pfeiffer und andere deutsche Forscher sind, wie wir oben gesehen haben — und das ist eben der springende Punkt — der Ansicht, daß die

Komplemente resp. Alexine frei in der Körperflüssigkeit vorkommen, Metschnikoff meint noch immer, daß dieselben nur während der Phagolyse frei werden, daß sie also unter normalen Bedingungen an die Phagocyten gebunden sind. Noch ein sehr interessanter Befund soll hier erwähnt werden. Neisser und Wechsberg haben festgestellt, daß ein Überschuß von Ambozeptoren bei einer geringen Komplementmenge weder Hämolyse noch Bakteriolyse herbeiführt. Neisser und Wechsberg vermischten konstante Mengen Bakterien und normale, also komplementhaltige Sera mit verschiedenen Mengen auf 56° erhitztem Immunserum. Bei einer bestimmten Menge dieses Serums wurden die Mikroorganismen nicht nur nicht gelöst, sondern dieselben fingen zu wachsen an. Dieses Resultat kann nach der Ehrlich'schen Seitenkettentheorie leicht erklärt werden. Die große Menge Ambozeptoren besitzt doppelte Affinität. Um die Mikroorganismen zur Lösung zu bringen, muß ein Ambozepter sich also einerseits mit der Zelle, andererseits mit dem Komplement binden. Sobald alle Zellen mit Ambozeptoren beladen sind, können die letzteren nur noch dasjenige Komplement binden, das nicht schon bereits von dem Rezeptorenüberschuß gebunden ist. Also wird nur ein Teil der Mikroorganismen mit dem Komplement in Berührung und zur Lösung gebracht: der andere Teil wird von den an sich nicht schädlichen Ambozeptoren nicht beeinflußt und sie können sogar eine üppige Entwicklung zeigen. Wenn also noch ein großer Unterschied zwischen den Vorstellungen der meisten Forscher bezüglich der Entstehungsweise und Wirkung der verschiedenen Immunstoffe besteht, einzig ist man darüber, daß immer im heilenden, von virulenten Mikroorganismen infizierten Körper dieselben Stoffe entstehen, welche das Wesen der Immunität beherrschen.

Ein virulenter, also Toxin sezernierender Mikroorganismus ruft im infizierten Körper allererst die Antitoxine hervor, welche die Toxine neutralisieren. Ist dies geschehen, so ist die unmittelbare Infektionsgefahr vorüber. Neben den Antitoxinen entstehen die komplexen Bakteriolysine, welche die Mikroorganismen zur Lösung bringen. In den meisten Fällen entstehen gleichzeitig die Agglutinine und die Präzipitine, welche eine hohe diagnostische Bedeutung haben. Erst aber, wenn alle Mikroorganismen zur Lösung gebracht sind, kann man sagen, daß alle Gefahr vorüber ist. Nun gibt es aber Mikroorganismen, welche ohne Zweifel die als Reaktionsprodukt entstehende thermostabile Substanz erzeugen, ohne daß diese mit dem Komplement (Alexine, Cytase) diese Mikroben auflöst. Eine Methode, um in diesen Fällen das Entstehen des Ambozeptors zu zeigen, ist von Bordet ausgearbeitet worden. — Bordet nennt bekanntlich die thermostabile Substanz der Immunsera „Substance sensibilisatrice“, kurz Sensibilisator, die thermolabile Substanz Alexine. Dieses Alexin kann

in verschiedener Weise aus einem normalen oder auch aus einem Immunserum entfernt werden. Am meisten geschieht dies durch Erhitzung auf 56°. Bei der Reaktion von Neißer und Sachs haben wir gesehen, daß auch die Zusammenwirkung eines Präzipitinogens und eines Präzipitins genügt, um das Alexin unwirksam zu machen. Drittens kann man es aus einem Serum entfernen, durch einen Sensibilisator hinzuzufügen, dieser bindet das Alexin quantitativ und führt diese Bindung auch herbei, wenn er an einen Mikroorganismus gebunden ist. Indem man einem Tier eine gewisse Menge eines Mikroorganismus einverleibt, wird im Körper des Versuchstieres in den meisten Fällen ein Sensibilisator gebildet. Erhitzt man das Serum eines solchen Tieres auf 56°, so wird das Alexin vernichtet. Beim Schütteln des erhitzten Serums mit dem injizierten Mikroorganismus wird der Sensibilisator an den Bakterien gebunden. Dergleichen mit Sensibilisatoren beladene Bakterien können aus einem normalen oder einem Immunserum das Alexin resorbieren. Wählt man für ein solches Serum ein hämolytisches, so kann dieses nach der Vorbehandlung die Hämolyse nicht mehr herbeiführen. Das Ausbleiben der Hämolyse ist also das Kriterium, daß im Versuchstier gegen den Mikroorganismus ein Sensibilisator geformt wurde. In dieser Weise wurde z. B. gezeigt, daß auch Tuberkelbazillen im infizierten Organismus einen Sensibilisator erzeugen, wiewohl man denselben durch die Bakteriolyse nicht zeigen kann. Tuberkelbazillen werden durch die Einwirkung des Sensibilisators und des Alexins nicht zur Lösung gebracht. — Wie schon gesagt, haben die verschiedenen Immunstoffe, besonders die Agglutinine und die Bakteriolyse eine hohen diagnostischen Wert. Mittels dieser Stoffe kann man verschiedene Mikroorganismen unzweideutig identisch fixieren. Bei anderen hat man aber mit großen Schwierigkeiten zu tun. Pfeiffer, Kolle und Vagedes haben festgestellt, daß die Agglutinine des künstlichen Choleraimmunserums in höheren Verdünnungen höchst spezifisch sind, so daß es immer gelingt, die echten Cholera-vibrionen unzweideutig zu differenzieren. Prausnitz konnte während der Hamburger Epidemie die verschiedenen gefundenen krankmachenden Vibrionen durch die Agglutination als richtige Cholera-vibrionen identifizieren. Besonders Kolle und Gotschlich haben nachgewiesen, daß sämtliche Cholera-kulturen, die von einem echten Cholera-serum agglutiniert wurden, nie vom Immunserum eines cholera-ähnlichen Vibrios agglutiniert wurden. So leicht es also gelingt, durch eine ganz einfache Immunitätsreaktion einen bestimmten Mikroorganismus als richtig zu identifizieren, so schwierig kann es in einem anderen Falle sein. Wir haben schon hervorgehoben, daß das Zusammenballen der Mikroben das wichtigste Symptom der Agglutination bildet. Nun gibt es Mikroorganismen, welche in ihren Kul-

turen fast immer in Häufchen gefunden werden und daher für diese Reaktion wenig geeignet sind. Die Tuberkelbazillen zeigen nicht nur diese Erscheinung, werden aber auch nicht durch ein Immunserum gelöst. Um diese Mikroorganismen durch den Sensibilisator festzustellen, muß man sich der Bordet'schen Reaktion bedienen, indem andererseits nur sog. homogene Kulturen für das Agglutinationsphänomen verwendet werden können.

Im Jahre 1898 haben Arloing und Courmont eine Methode beschrieben, welche sehr geeignet ist, die gewöhnlichen Tuberkelbazillenkulturen in sog. homogene Stämme umzuwandeln. Arloing und Courmont impften Kartoffeln mit tuberkulösem Material und brachten die Mikroorganismen bei 37° und in einer 6%-Glyzerinlösung zur Entwicklung. Durch Abspülen der Kulturen bekommt man ab und zu eine homogene Emulsion der Mikroorganismen in der Glyzerinlösung. — Überimpfungen in eine 6proz. Glyzerin-Pepton-Bouillon ergaben sehr oft homogene Kulturen. Es ist aber notwendig, diese Kulturen jeden Tag einige Male zu schütteln. — Arloing und Courmont berichten, mit dieser Methode sehr gute Resultate bekommen zu haben und fanden die Methode diagnostisch verwertbar: die Agglutinationskraft des Serums ist indessen nicht hoch und steigt nach den Forschern selten über 1:20. — Bei sehr schweren Fällen von Tuberkulose war das Resultat nur selten positiv. Bei 191 Personen, welche an Tuberkulose litten, ergab die Agglutination 168mal = 87,9 Proz. ein positives Resultat, 23mal = 12,1 Proz. ein negatives. Bei 130 Personen, welche anscheinend nicht tuberkulös infiziert waren, ergab sich 45mal ein positives, 85mal ein negatives Resultat. — Diese Resultate von Arloing und Courmont haben bis jetzt keine allgemeine Bestätigung gefunden. Bendix fand auch bei 36 Tuberkulosekranken nur zweimal ein negatives Ergebnis und bei diesen zwei Patienten handelte es sich wie bei Arloing und Courmont um eine sehr schwere tuberkulöse Infektion. Weiter konnten auch Mongour und Buard sowie Rothamel positive Resultate erhalten. Die weiteren Forscher hingegen sind zu ganz anderen Resultaten gelangt als Arloing und Courmont. Besonders Beck und Rabinowitsch kommen zu dem Schlusse, daß die von Arloing und Courmont gezeigte Agglutinationsfähigkeit des Blutserums für Tuberkelbazillen nicht spezifisch ist. Von den genannten Forschern wurden 73 Fälle untersucht. 39 Tuberkulöse gaben 28 Proz. positive Reaktionen, 34 nicht infizierte Personen hingegen 35 Proz. — Die Untersuchungen Fränkel's ergaben bei 15 Tuberkulösen fünfmal = 33 Proz. positive Reaktionen, bei 22 Nichttuberkulösen 5 = 22 Proz. — Ebenfalls haben die Resultate Ehrlich's, Neißer's und Dieudonné's zu negativen Resultaten geführt. Auch diese Untersucher sind der Meinung, die Reaktion sei diagnostisch nicht ver-

wertbar. Weiter kamen Arloing und Courmont zu positiven Resultaten bei der Perlsucht, der tuberkulösen Infektion der Rinder. Bei 30 jungen Kälbern ergab sich ein negatives, bei 50 gesunden Rindern bekamen die Forscher ein positives Resultat bei einer Verdünnung von 1:5. — Bei 70 tuberkulösen Tieren hingegen wurde nur bei einem die Reaktion vermißt; die anderen ergaben ein positives Resultat bei einer Verdünnung von 1:10. — Auch diese Resultate konnten von Beck und Rabinowitsch nicht bestätigt werden; auch hier wurde bei perlsüchtigen Tieren dieselbe Häufigkeit der Reaktion konstatiert, wie bei nicht tuberkulösen.

Wenn man die verschiedenen Resultate der verschiedenen Forscher miteinander vergleicht, so kommt man zu der Schlußfolgerung, daß in der Immunitätslehre glücklicherweise nur wenige Probleme vorliegen, welche bei der Studierung augenscheinlich so viele verschiedene Auskünfte ergeben haben.

Schon wurde erwähnt, daß die Tuberkelbazillen in einem spezifischen Immunserum nicht aufgelöst werden und daß man sich also der Reaktion Bordet's bedienen muß, um den entstandenen Sensibilisator zu zeigen. Bei diesen Untersuchungen kommt man auch wieder zu sehr auseinandergehenden Resultaten. Es ist sehr gut möglich, bei ein und demselben Stamme den entstandenen Sensibilisator zu zeigen. Injiziert man bei einem Kaninchen intravenös eine bestimmte Menge Tuberkelbazillen, so gelingt es fast immer, zu zeigen, daß der entstandene Sensibilisator in vitro von den Tuberkelbazillen desselben Stammes quantitativ resorbiert werde. Benützt man aber für die Reagenzglasversuche andere Stämme, so kann man oft sehen, daß die Mikroorganismen den Sensibilisator nicht resorbieren, sie sind also nachher auch nicht imstande, aus einem hämolytisch wirkenden Immunserum das Alexin quantitativ in sich aufzunehmen. Setzt man aber diese Untersuchungen einige Zeit fort, so findet man wiederholt Stämme, welche ebenso gut wie der Stamm, welcher für die Immunisierung benutzt wurde, den Sensibilisator quantitativ resorbieren.

Jetzt kann man aber eine sehr wichtige Tatsache konstatieren. Die verschiedenen Stämme, welche ein und denselben Sensibilisator zu resorbieren vermögen, werden auch von ein und demselben Immunserum agglutiniert. Selbstverständlich kommen für diese Versuche nur diejenigen Stämme in Betracht, bei denen es gelingt, eine homogene Kultur darzustellen.

Es ist eine außerordentlich wichtige Tatsache, daß es in dieser Weise gelingt, die Tuberkelbazillen in verschiedene Gruppen einzuteilen, welche untereinander physiologische Unterschiede zeigen. Bis jetzt ist es mir gelungen, in dieser Weise acht verschiedene Gruppen darzustellen.

Wenn wir also vom biologischen Standpunkte berechtigt sind, die Tuberkelbazillen in verschiedene Gruppen zu verteilen auf Grund wichtiger physiologischer Unterschiede, so ist man sofort berechtigt zu der Frage: Kann man vielleicht auch auf morphologischem Grunde zeigen, daß es viele Arten gibt, und stimmen morphologische und physiologische Unterschiede miteinander überein? Die Frage der Morphologie des Tuberkelbazillus nimmt eine hervorragende Stelle ein. Alle Lebewesen, die die Erde bewohnen, werden dem Tier- oder dem Pflanzenreiche einverleibt. Man kann, wir haben das schon früher hervorgehoben, Tiere und Pflanzen erst dann mit Sicherheit voneinander unterscheiden, wenn sie eine höhere Organisation besitzen. Nur mit der steigenden Differenzierung der Grundsubstanz, des Protoplasmas, entstehen solche spezifische Merkmale, daß man ein Lebewesen mit Sicherheit dem Pflanzen- oder dem Tierreiche einverleiben kann. Man findet also die verschiedenen Bakterien sowohl in den Hand- und Lehrbüchern der Botaniker, als in denjenigen der Zoologen beschrieben.

Die Morphologie der niederen Lebewesen gehört aber den Botanikern. Leider haben diese und die Mykologen, welche am besten befähigt sind, neues Licht darüber zu verbreiten, nichts Neues geleistet. Wir heben darum noch einmal hervor, daß es außerordentlich wichtig ist, ebenso wie auf physiologischen so auch auf morphologischen Gründen zu versuchen, bei den Tuberkelbazillen verschiedene Arten festzulegen. — Gegenwärtig sind viele ausgezeichnete Biologen und Botaniker darüber einig, daß der Tuberkelbacillus keinen einfachen Schizomycet repräsentiert. Die Gruppe der Tuberkelbazillen wird aus verschiedenen Gründen von ihnen den Trichomyceten zugerechnet. Schon im Jahre 1884 hat Angelo Petrone in einer unglücklicherweise wenig bekannten Arbeit „Il Bacillo di Koch nell' essudato della leptomeningite tubercolare“ die Unrichtigkeit des Namens „Bacillus“ hervorgehoben und damit die besondere Stellung des Tuberkelbacillus entdeckt. Petrone fand im Meningealexsudat mehrere Entwicklungsstadien dieses Mikroorganismus und mußte sich also der damals allgemeinen Meinung anlehnen: der Tuberkelbacillus sei ein Organismus *sui generis*, ein Schizomycet.

Im Januar des Jahres 1895 wurde auch von Coppen-Jones gezeigt, daß der Tuberkelbacillus nicht immer in Stäbchenform auftritt, und er berichtete ausführlich über die Morphologie und systematische Stellung des Tuberkelbacillus. Auch Metschnikoff hat schon vor Jahren die Unrichtigkeit des Namen Bacillus hervorgehoben. (Fig. 9.) Er fand lange fadengleiche Formen im Auswurf tuberkulöser Patienten und im Milzsaft des Sperlings. Er stellte fest, daß der Tuberkelbacillus „nicht im Endstadium, sondern nur einen Zustand im Entwicklungszyklus einer Fadenbakterie repräsentiert“.

Wiewohl Metschnikoff auf der beigegeführten Tafel Seitenzweige und Exemplare mit kleinen Knospen abbildet, werden diese Erscheinungen nicht als Unterstützung der erwähnten Meinung benutzt. Im Jahre 1892 erschien in der Zeitschrift für Hygiene und Infektionskrankheiten eine ausführliche Arbeit von Angelo Maffucci über „die Hühnertuberkulose“.

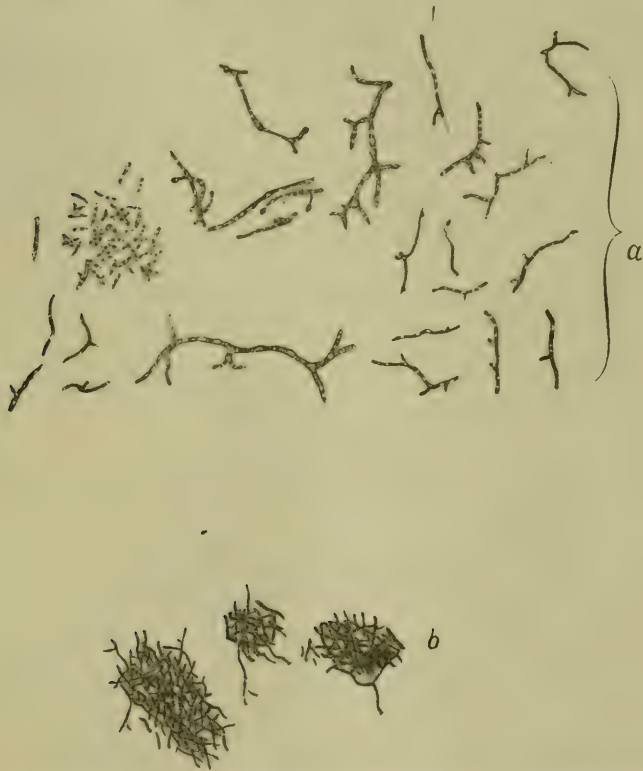


Fig. 9. *a* Verzweigte Tuberkelbazillenfäden aus Sputum. *b* Teilen einer Reinkultur mit Verzweigungen. (Coppin-Jones.)

Dieser Bacillus hat eine verschiedene Form, je nach dem Alter der Kulturen und dem Temperaturgrade, bei dem er sich entwickelt hat. In den tierischen Geweben, besonders bei den alten tuberkulösen Affektionen der Hühner, zeigt der Bacillus sich oft als lange granulirte Gebilde.

Werden diese Mikroorganismen einige Zeit bei 37° kultiviert, so findet man im mikroskopischen Präparat nur kleine intensiv gefärbte Stäbchen, welche sich von den Bazillen der Säugethiertuberkulose nicht unterscheiden lassen. Wird der Bacillus lange Zeit bei 45° kultiviert, so zeigen sich neben gut gefärbten Stäbchen stark verlängerte

Formen, welche außerdem weniger oder mehr granuliert sind. Die Enden sind anstatt rund kolbenförmig; einige dieser Formen haben eine seitliche nicht auffällige Verlängerung. Die Verlängerungen gehören zum Bacillus und sind nicht andere darüber gelegene Bazillen, sondern beim Focussehen sieht man, daß diese verzweigten Formen sich in ein und derselben Ebene befinden, außerdem haben sie denselben Durchmesser, wie die Bazillen, von denen sie herrühren. Wenn man eine solche Kultur auf Blutserum überimpft und auf 37° bringt, verschwinden die dicken, granulierten und verzweigten Formen vollständig. Wenn die Kultur wieder bei 45° gehalten wird, erscheinen nach 2 Monaten diese lange am Ende kolbenförmig aufgetriebenen, verzweigten Gebilde wieder. Mafucci läßt sich in dieser Arbeit auf die Frage der Klassifikation nicht ein, weil diese nach ihm eine botanische Frage ist und außerhalb der Grenzen der Pathologie und Ätiologie liegt.

Wohl nimmt er an, der Bacillus der Hühnertuberkulose sei auf Grund vorkommender Kolben und Verzweigungen von dem Bacillus der Rindertuberkulose verschieden.

Er ist überzeugt, daß Metschnikoff bei seinen Untersuchungen über den Polymorphismus des Tuberkelbacillus mit einer Kultur der Hühnertuberkulose gearbeitet hat; damals wurde der Unterschied zwischen Hühner- und Rindertuberkulose noch nicht gemacht.

Zu bemerken ist, daß Metschnikoff besonders verlängerte Formen in der Milz eines Sperlings gefunden hat und es ist sehr schwierig, Vögel mit Säugetiertuberkelbazillen zu infizieren. — Mafucci ist weiter der Ansicht, daß die verzweigten Formen keine Degeneration, sondern eine Involution repräsentieren. Die Schnelligkeit, mit der sie sich in den Kulturen zeigen, hängt von dem Temperaturgrade ab. Bei 45° zeigen sie sich nach 1 bis 2 Monaten, bei 50° nach 10 bis 18 Tagen. Mafucci ist weiter der Meinung, daß man diese Formen, wie auch Metschnikoff annahm, nur bei höheren und nicht bei niederen Temperaturen bekommt. Im Jahre 1893 veröffentlichte Fischel in einer Arbeit: „Über die Morphologie und Biologie des Tuberkuloseerregers“ seine Untersuchungen bezüglich der Morphologie des Tuberkelbacillus. Auch er fand das Vorhandensein verzweigter Formen, das Vorkommen von keulenförmigen Anschwellungen und eine auffallende Ähnlichkeit der Kulturen von Aktinomyces und Tuberkelbazillen und hält diese nicht für einen Bacillus im Sinne der Morphologie, sondern für einen, in seiner saprophytischen Form einer höheren pleomorphen Pilzgattung angehörigen Mikroorganismus. Im Jahre 1895 publizierte Cappen-Jones, wie schon gesagt, eine Abhandlung: „Über die Morphologie und systematische Stellung des Tuberkelpilzes“ und kommt darin zu den folgenden Schlußfolgerungen:

1. In den Geweben und Sekreten kommt derselbe hauptsächlich als ein kürzeres oder längeres Stäbchen vor, daß sich durch Querteilung fortpflanzt.
2. Mitunter in den Sekreten (Sputum) und immer in älteren Agarkulturen erscheinen fadenähnliche Formen, welche nicht septiert sind, zugleich wahre Verzweigung zeigen.
3. Diese fadengleichen Formen kommen nur auf der Oberfläche des Nährbodens vor. In der Tiefe wie in den Geweben und in Flüssigkeiten (Stellen, wo die Sauerstoffzufuhr verhindert ist), findet man nur kurze Stäbchen.
4. Die Stäbchen enthalten keine derartigen Sporen, wie wir sie bei anderen Bazillen treffen, aber in den Stäbchen sowohl wie in den Fäden kommen Gebilde vor, welche viele der physikalischen Eigenschaften von Sporen besitzen, sich aber in verschiedener Weise von den Endosporen der Bazillen unterscheiden.
5. Unter gewissen Umständen entstehen in engster Nachbarschaft mit den Tuberkelbazillen gewisse Gebilde, welche dieselben Struktureigenschaften und Zusammensetzung haben, wie die Kolben des Aktinomycespilzes. (Fig. 10.)

Die Erscheinung des Pleomorphismus, wie er bei den Pilzen vorkommt, wird der Bequemlichkeit halber von Coppen-Jones in drei ihrer Komplexität entsprechenden Abstufungen eingeteilt:

1. die, welche der Aktinomycespilz aufweist, wo Stäbchen und verzweigte Fäden vorkommen;
2. die, welche bei Cladothrix vorkommt, wo unverzweigte Fäden, Spirillen, Stäbchen und Kokken gleichzeitig oder nacheinander erscheinen; Kokken und Stäbchen können sich als solche vermehren oder lange Fäden hervorbringen;
3. die, welche man bei vielen Phycomyceten und Mycomyceten antrifft: außer dem ein- oder vielzelligen verzweigten Mycel, welches bisweilen einen komplizierten Thallus bildet, existieren eine Anzahl einzelliger Stäbchen oder torulaähnlicher Formen, welche an und für sich als einzellige Organismen sich vermehren können oder, unter anderen Umständen, wiederum das gegliederte oder ungegliederte Mycel hervorbringen können.

Wie hervorgehoben, hat schon Fischel auf die Ähnlichkeiten zwischen dem Tuberkelbacillus und Aktinomyces gewiesen, sowohl was ihre Form als ihre pathologische Wirkung anbetrifft. Diese Mikroorganismen werden denn auch von diesem Autor und von Coppen-Jones als systematisch einander nahestehende Fadenpilze und nicht als Schizomyceten im engeren Sinne bezeichnet.

Von Copen-Jones wird weiter, wie wir später sehen werden nicht mit Recht, hervorgehoben, die Tuberkelbazillen können nicht zu den Chladotricheen gehören; die Tatsache, daß diese niemals wahre Verzweigung zeigen, soll sie von jeder Verwandtschaft mit den Tuberkelbazillen ausschließen. Aus seinen verschiedenen Beobachtungen kommt Copen-Jones zu der Schlußfolgerung, daß die sehr oft monomorphisch wachsenden Tuberkelbazillen nur Entwicklungsstadien darstellen in der Lebensgeschichte mehr komplexer Formen. Jedoch ist man seines Erachtens berechtigt, dem Tuberkelbacillus seine systematische Stellung näher anzuweisen. Ohne Frage

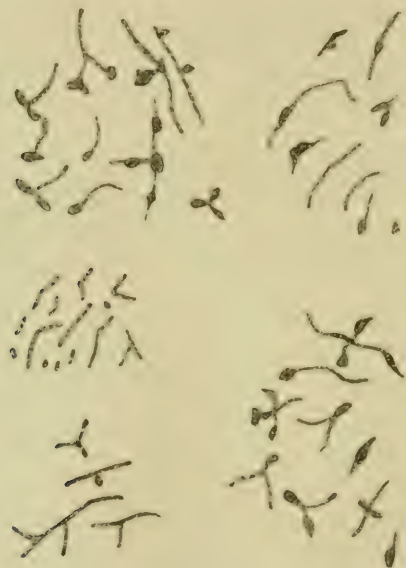


Fig. 10. Diphtheriebazillen mit Verzweigungen und Kolben.
(Abbott und Gildersleeve.)

aber soll man ihn als Fadenpilz bezeichnen und nicht als Schizomycet im strengen Sinne des Wortes. Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete sind von Bruns verrichtet worden. Dieser Autor hat gearbeitet mit Reinkulturen, welche zweifellos von menschlicher Tuberkulose abstammten. Sie hatten ein Alter von 5–6 Monaten und waren bei einer Temperatur von $37-37,5^{\circ}$ gewachsen. Involutionsformen, welche wir bei den Untersuchungen von Mafucci und Metschnikoff beschrieben haben und welche bei einer Temperatur von $45-50^{\circ}$ bestanden sein sollten, darf man hier also nicht annehmen. In Präparaten, welche in der gewöhnlichen Weise von diesen Kulturen angefertigt wurden (Färbung mit Karbolfuchsin, Entfärbung mit 20proz. salpetriger Säure), wurden nebst kleinen Ge-

bilden die Tuberkelbazillen, wie dieselben unter gewöhnlichen Umständen in künstlichen Kulturen gefunden werden, von Bruns höchst komplizierte Bildungen angetroffen, wie aus der beigegebenen Abbildung ersichtlich ist. Auch wurden kolbenförmige Anschwellungen beobachtet, welche oft nur an einem Ende, oft aber auch an beiden Enden gefunden wurden. Ab und zu wurden in den Fäden ovalgestaltete Gebilde wahrgenommen, welche dicker sind, als der übrige Teil des Fadens, sich dunkel färben und durch hellere Stellen voneinander getrennt sind. Prof. Graf zu Solms-Laubach, dem die Präparate gezeigt wurden, erklärte diese mit großer Wahrscheinlichkeit für die einzelnen zelligen Elemente, aus denen die fadenförmigen Gebilde zusammengesetzt seien. Prof. Graf zu Solms-Laubach stellte es als höchstwahrscheinlich hin, daß es sich hier um richtige Verzweigungen handelte.

In der Deutschen medizinischen Wochenschrift wurde von Friedrich eine Arbeit veröffentlicht: „Über strahlenpilzähnliche Wuchsformen des Tuberkelbacillus im Tierkörper“. Durch eine Schnittöffnung in der rechten Carotis eines Kaninchens wurde nach vorhergegangener peripherer Unterbindung mittels einer 7 cm langen feinen Kanüle mit stumpfem Ende 0,2—0,5 ccm einer Aufschwemmung von Tuberkelbazillen in physiologischer Kochsalzlösung in die linke Herzkammer injiziert. Man ruft also in dieser Weise eine arterielle Infektion experimentell hervor, wodurch die Versuchstiere innerhalb 24—86 Tagen zugrunde gehen.

Bei der Obduktion dieser Tiere findet man eine Miliartuberkulose des Rindenparenchyms der Niere, beiderseitige Tuberkulose der Iris und eine disseminierte Lungentuberkulose. Die übrigen Organe, mit Ausnahme des Gehirns, sind im allgemeinen von der Infektion befreit geblieben. Pathologisch-anatomisch können die Tuberkel als solche nachgewiesen werden. — Bei Vorfärbung der Präparate mit Viktoriablaue, Differenzierung mittels salzsaurem Alkohol, Einwirkung wasserlöslichen Eosins und nachheriger Differenzierung mit Alkalien erhält man an den Präparaten von Niere, Lunge und Iris die Bazillen inmitten eines Kranzes strahlig angeordneter und so gestalteter Keulen oder Kolben, wie man sie als für *Aktinomyces* charakteristisch anzusehen pflegt.

Auch Friedrich schließt aus diesen Untersuchungen zu der nahen Verwandtschaft zwischen dem Tuberkelbacillus und den Strahlenpilzen, wie diese schon aus den mehr morphologischen Studien Mafucci's, Coppen-Jones', Burns' und Metschnikoff's hervorgegangen ist und die für das erste Mal schon im Jahre 1884, also 2 Jahre nach der berühmten Koch'schen Entdeckung von Petrone angegeben wurde. Zu gleicher Zeit und unabhängig von den Untersuchungen Friedrich's veröffentlichten Babes und

Levaditi eine Publikation: „Sur la forme actinomycosique du bacille de la Tuberculose“ in: „Archiv de méd. expér. et d'Anat. pathologique“, worin durch subdurale oder intravenöse Einverleibung von Tuberkelbazillen strahlenpilzartige Wucherungen gezeigt werden konnten.

Aus dem vorhergehenden folgt also, daß die systematische Stellung des Tuberkelbacillus eine recht schwierige Aufgabe ist. Wie wir später sehen werden, ist man ohne Zweifel zur Frage berechtigt, ob vielleicht eine saprophytische Form dieses Mikroorganismus in der Natur vorkomme; mit Recht hebt Coppen-Jones hervor, daß das saprophytische Leben vorwiegend vegetabilisch ist; unsere Kenntnis der Parasiten und Saprophyten der Pflanzenwelt ist aber sehr dürftig.

Lominsky hat gezeigt, daß eine Anzahl Bakterien, die wir als gefährliche tierische Parasiten kennen, sich auch auf lebenden Pflanzen vermehren können, ohne jedoch als fakultativer Parasit in der Natur gefunden zu werden. — Im Jahre 1890 berichtete Lominsky über den Parasitismus von *Bacillus anthracis*, *Bacillus typhi abdominalis* und von *Staphylococcus pyogenes aureus* auf lebenden Pflanzen. Lominsky verfuhr bei seinen Untersuchungen auf zweierlei Weise: entweder ließ er die Samen der genannten Pflanzen auf sterilisiertem Erdboden gedeihen, welcher mit Reinkulturen verschiedener Mikroorganismen getränkt war oder er machte auf Blättern oberflächliche Wunden, welche mit den Mikroorganismen geimpft wurden. Es ergaben sich die folgenden Ergebnisse: 1. Die pathogenen Mikroorganismen können auf lebenden Pflanzengewebe gedeihen. 2. Die Verbreitung der Mikroorganismen im pflanzlichen Gewebe ist im allgemeinen eine beschränkte. Als Verbreitungswege dienen die intercellulären Gänge. Unter Umständen können aber auch die Zellenhüllen passiert werden. Den Mechanismus dieses Vorganges und der Verteidigung seitens der Pflanzen haben wir schon kennen gelernt. 3. Milzbrandbazillen wachsen in den *Agapanthus*blättern zu langen Fäden aus. Nach 8 Tagen werden Sporen gebildet. Nach 26 Tagen bilden sich stark verdickte, gelblich glänzende, unregelmäßig konturierte Involutionsformen. 4. 2 Tage nach der Impfung waren noch Vegetationsformen, sowie Sporen und sporenhaltige Fäden reichlich vorhanden. Daß diese Organismen ihre Virulenz nicht eingebüßt hatten, wurde durch Impfungen an Mäusen, welche sämtlich der Infektion unterlagen, nachgewiesen. 5. Typhusbazillen vermehrten sich in den Weizen- und *Agapanthus*blättern nur in den ersten Tagen nach der Inokulation, später starben sie allmählich ab. 6. *Staphylokokken* waren nach 32 Tagen noch vollkommen lebensfähig. 7. Beim Keimen können die Pflanzen Mikroorganismen aus den oberen Bodenschichten auf die Oberfläche befördern. 8. Mikroorganismen dringen massenhaft in das Gewebe der Weizenwurzeln; ein Eindringen in den Stiel und

in die Blätter der Pflanze konnte nicht beobachtet werden. Neben diesen pathogenen Mikroorganismen gibt es aber andere, welche nicht nur unter Umständen in das Gewebe der Pflanzen zur Entwicklung kommen können, sondern regelmäßig als Saprophyt in der Natur vorkommen. Besonders der Aktinomycespilz, der Tetanusbacillus und der Bacillus des malignen Ödems werden ziemlich allgemein verbreitet in der Natur gefunden, — und alle diese drei Mikroorganismen können in gewissen Lebensstadien die Bazillengestalt annehmen. — Wiederum drängt sich die Frage hervor, inwieweit diese Form nur eine Phase im Entwicklungszyklus eines höheren Pilzes darstellt. Auf unseren künstlichen Nährböden kann man diesen Zyklus nicht verfolgen; die Lebensbedingungen sind hier nicht naturgemäß; dieselben sind nur günstig für die Vermehrung der Mikroorganismen. Besonders die Faktoren, welche den Kampf ums Dasein in der Natur formieren und welche dem Organismus seine spezifische Form geben, fehlen hier völlig.

Der Aktinomycespilz ist in der Natur ungemein, jedoch nicht allgemein verbreitet. In der Zeitschrift für Tierchemie berichtete Claus über die in Bayern aufgetretenen Aktinomykosefälle des Rindes nach ihrer geographischen Verbreitung. Davaine beobachtete die Aktinomyces des Rindes besonders in sumpfiger Gegend. Im Jahre 1884 wurde von Bang und Jensen von einer Aktinomykoseepidemie unter den Rindern und Schweinen in Dänemark berichtet nach unvollkommener Trockenlegung und nachfolgender häufiger Überschwemmung eines Meerbusens. Von Boström wurden 32 Fälle von Ober- und Unterkieferaktinomykose des Rindes untersucht und hierbei ergab sich, daß die Krankheit durch infizierte Grannen herbeigeführt wurde. Regelmäßig wurden diese mit Aktinomycesrasen besetzten Gebilde zwischen den Zähnen und dem Zahnfleisch gefunden. Bang konnte nachweisen, daß dieser Pilz an Getreidekorn und Stroh sehr gut gedeiht, besonders an Gerste. Auf experimentellem Wege gelang es Liebmanns, Bohnen, Roggen und Gerste mit Aktinomyces zu infizieren. Was Lominsky bei seinen Versuchen nicht konstatieren konnte, wurde von Liebmanns bei diesem Pilze gezeigt: durch das mikroskopische Verfahren und die Kultur wurde der Organismus in den verschiedenen Teilen der Pflanzen nachgewiesen. Experimentell wurde hier also eine Allgemeininfektion festgestellt. Diese ist dennoch nicht mit Sicherheit auf der im Freien gewachsenen Gerste festgestellt. Auf kulturellem Wege wurde der Pilz von Berestnew in Heu, Ähren und Stroh nachgewiesen. Das mit sterilisiertem Wasser angefeuchtete Material wurde in einer mit sterilisiertem Sand gefüllten Doppelschale eingespießt und der Bruttemperatur exponiert. Da auf den Strohhalmen noch andere Pilze wachsen, werden diese täglich entfernt; nach

1½–2 Wochen findet man in dieser Weise eine Vegetation von Strahlenpilzen. Es liegt also auf der Hand, daß diese pathogenen Organismen mit Grannen, Stroh, Heu, Erde und den verschiedenen nicht sterilisierten Nahrungsmitteln den tierischen und menschlichen Körper infizieren können. Von mehreren Krankheitsfällen ist berichtet, wobei die Infektion in dieser Weise stattgefunden hat. Soltmann sah bei einem Knaben, welcher eine Ähre von *Hordeum murium* verschluckt hatte, Aktinomykose zur Entwicklung kommen. (Fig. 11.) Ein anderer typischer Fall ist von Schartan publiziert.

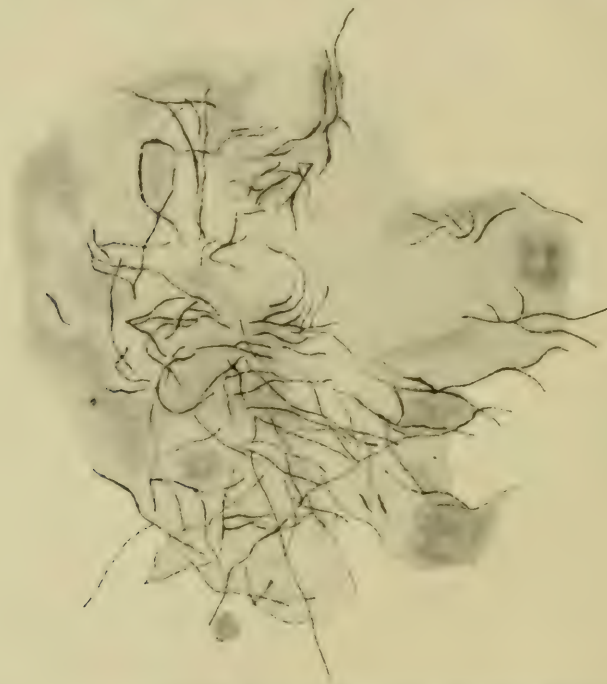


Fig. 11. Aktinomycesfäden aus Sputum eines infizierten Menschen.

Beim Gerstedreschen zerkaute ein Arbeiter ein Korn mit Granne, wobei ein Stück derselben in die Zunge eindrang; bald darauf kam eine Geschwulst zur Entwicklung, woraus das Grannenstück, mit Strahlenpilzen umgeben, zum Vorschein kam. Nach den Untersuchungen von Boström erkrankten von 84 Befallenen 60 in der Zeit von August bis Januar. Die meisten Erkrankungsfälle entwickeln sich also im Anschlusse an die Getreideernte; diese wird reif und trocken und kann alsdann mittels Verletzungen den Organismus impfen und die Krankheit herbeiführen. — Hinsichtlich der botanischen Stellung der Aktinomycceten differieren die Anschauungen verschiedener Forscher wesent-

lich. Boström, Wolff und Israel zählen den *Aktinomyces* zur Gruppe *Cladothrix* und rechnen diese Gruppe zu den pleomorphen Bakterien. Lachner-Sandovol, Behla und Eppinger verstehen unter *Aktinomyces* eine selbständige Familie zwischen den *Hyphomyceten* und den *Schizomyceten*. Johannes Petruschky nennt alle diejenigen Mikroorganismen, welche den Übergang zwischen den höheren Schimmelpilzen und den *Schizomyceten* bilden, wegen der Zartheit, der Haarfeinheit dieser Pilze einfach Haarpilze oder *Trichomyceten* und reiht die *Aktinomyces*pilze bei einer selbständigen Gruppe *Aktinomyces* ein. Diese Spezies ist charakterisiert durch die von ihr allein gebildeten Strahlenkranzformen im lebenden Körper.

Er beschreibt drei wohlcharakterisierte pathogene Formen. Die erste, der *Actinomyces hominis* I, wurde von Boström beschrieben. Dieser aerob wachsende Pilz hat lange, verzweigte, teilweise wellige Fäden, die sich später teilen und schließlich in Sporen zerfallen, welche wieder zu Fäden auswachsen. Strahlenkranzformen mit Endkolben werden nur im lebenden Körper gebildet. Die zweite Form, *Actinomyces hominis* II, wurde von Wolff und Israel beschrieben und unterscheidet sich von dem Boström'schen Pilz durch ihr vorwiegend anaerobes Wachstum. Weiter bildet er kurze und längere Stäbchen mit Endschwellungen, kurze, teils gerade, teils wellig gebogene verzweigte Fäden; daneben kokkenartige Elemente (Sporen) in älteren Kulturen. Die dritte, *Actinomyces hominis* III, wurde von Bruns beschrieben; diese formt Drüsen mit Endkolben. Lange Fäden mit echten Verzweigungen, in älteren Kulturen in Stäbchen und würfelförmige Fragmente zerfallend. Die Vergleichen von zahlreichen isolierten Kulturen hat noch nicht in genügender Weise stattgefunden. — Neben dem *Aktinomyces*pilz kommen noch zwei andere Mikroorganismen ungemein verbreitet in der Natur vor: der *Tetanusbacillus* und der *Bacillus* des malignen Ödems. Nicolaier, der zum ersten Male den *Tetanusbacillus* als Ursache des Starrkrampfes des Menschen und der Tiere erkannte, konnte mit 12 unter 18 Erdproben, die aus der Umgebung von Göttingen stammten, bei Versuchstieren Tetanus hervorrufen. Im bakteriologischen Institut der medizinischen Hochschule zu Marseille wurden auf experimentellem Wege von Bossano in 26 Erdproben unter den aus 38 Städten stammenden Proben *Tetanus*bazillen nachgewiesen. Nach Ringeling werden diese Organismen im Bielschwasser der Schiffe gefunden. In Verbindung mit der Tatsache, daß der Tetanus eine exquisite Wundinfektionskrankheit repräsentiert, sei hier mitgeteilt, daß im Jahre 1782 auf der Flotte von Lord Rodney unter 354 Verwundeten 16 an Tetanus zugrunde gingen. Von vielen Forschern wird gegenwärtig angenommen, daß die Erde der Verunreinigung weniger ausgesetzten Orten viel weniger infektiös ist. Nicolaier hat schon konstatiert,

daß seine nicht infektiösen Erdproben namentlich aus dem Walde und aus anderen weniger infizierten Orten stammten. Nach Sanchez Toledo enthält besonders Acker- und Gartenland viele dieser Infektionskeime. Viele Forscher sind denn auch der Meinung, daß der Tetanusbacillus von Haus aus kein Bewohner der oberflächlichen Erdschichten ist, sondern vorwiegend nur in solchen Erdschichten vorkommt, die der Verunreinigung mit Kot von Tieren ausgesetzt sind. Sanchez Toledo und Veillon haben diese Mikroorganismen in 50 Proz. der von ihnen untersuchten Tiere im Kote nachgewiesen. In der Umgebung der Stadt Leyden ist es mir nie gelungen, Tetanusbazillen durch Impfung an Versuchstieren in der Erde nachzuweisen. Von acht untersuchten Proben stammten fünf von regelmäßig gedüngtem Gartenland. Dreimal kam Straßenstaub zur Verwendung. Ziemlich allgemein hält man es für wahrscheinlich, daß im Darmkanal des Menschen und der Tiere die Sporen auskeimen und daß also hier die Vermehrung der Mikroorganismen stattfindet (fäkale Theorie von Sorman). Jedoch ist es gar nicht ausgeschlossen, daß es unter günstigen Umständen in der Erde auch zur Vermehrung dieser Mikroorganismen kommen kann.

Die Bazillen des malignen Ödems sind wie die Tetanusbazillen wiederholt in der Natur nachgewiesen. In unkultivierter Erde werden dieselben weniger gefunden, als in den faulenden Flüssigkeiten der gedüngten Gartenerde. Bei den Pflanzenfressern kann er fast regelmäßig in dem Darmtractus gezeigt werden. Sowohl der Tetanusbacillus wie der Bacillus des malignen Ödems gehören zu den anaerob wachsenden Mikroorganismen. Bei beiden kann man in älteren Kulturen lange ungegliederte Fäden zeigen und bei beiden kann man, wie wir später sehen werden, unter Umständen Verzweigungen zeigen. Auch bei anderen pathogenen Mikroorganismen, besonders bei dem Rotz-, dem Diphtherie- und bei dem Leprabacillus sind diese nachgewiesen. Vom letzten Mikroorganismus ist uns nur sehr wenig bekannt. Anlässlich eines saprophytischen Vorkommens in der Natur bei den beiden anderen Mikroben liegen keine exakten Arbeiten vor. Alle diese Mikroorganismen sind mit den Strahlenpilzen nahe verwandt. In Frage steht, ob dem Aktinomyces wie den anderen ein vegetatives Leben außerhalb des tierischen Körpers zukommt.

Coppen-Jones kann man beistimmen, wenn er sagt: Durch Isolierung und Reinzüchtung entfernen wir mit einem Schlage eine ganze Zahl Faktoren, welche den Mechanismus des Kampfes ums Dasein konstruieren. Im Hinblick auf den hochgradigen Pleomorphismus dieser Pilze, der in erster Linie auf Ernährungswechsel gegründet ist, ist es von Wichtigkeit und bietet uns möglicherweise eine Erklärung dafür, daß die saprophytische Form solcher Bakterien noch nicht gefunden ist. Besonders der Erreger der Tuberkulose,

der auch heute noch als ein obligater Parasit gilt, übertragbar von Tier zu Tier, bietet auch noch in ihrer Ätiologie viele ungelöste Probleme.

Als sicher darf man gegenwärtig annehmen, daß der Tuberkelbacillus durch die Fäden- und Zweigbildung nicht zu den einfachen Bakterien, den Schizomyceten, gehört, sondern die parasitische Form eines Fadenpilzes darstellt. Diese Fadenpilze gehören alle zur Gruppe der Haarpilze, zu den Trichomyceten. Eine zusammenfassende systematische Ordnung der zu den Trichomyceten gehörigen Pilze wurde zum ersten Male von Lachner Sandoval versucht. Alle Trichomyceten unterscheiden sich durch ihre haarfeine Gestalt von den höheren Schimmelpilzen. Es ist unrichtig, sie alle Strahlenpilze, als Aktinomyces, zu nennen. Man wird gegenwärtig noch am besten tun, Petruschky zu folgen, welcher die folgende Einteilung vorschlägt:

Ordnungen:			
A		B	
Hyphomyceten		Schizomyceten	
I. Höhere Schimmelpilze		II. Haarpilze, Trichomyceten deren Spezies:	
1. Aktinomyces. 2. Streptothrix. 3. Cladothrix. 4. Leptothrix.			

Aktinomyces. Diese Spezies ist gekennzeichnet durch die von ihr allein gebildeten Strahlenkranzformen im lebenden Körper.

Streptothrix kennzeichnet sich durch reichliche wahre Verzweigung, welliges Wachstum, später Fragmentation und Bildung von Konidienketten, die als Fortpflanzungsorgane dienen, also in diesem Sinne als Sporen aufzufassen. Petruschky hält es für unrichtig, den Konidien der Streptothricheen den Charakter von „Sporen“ abzusprechen zu wollen, weil sie im Gegensatz zu den Sporen der Schizomyceten Anilinfarbstoffe leichter aufnehmen und zerstörenden Einflüssen gegenüber sich weniger widerstandsfähig verhalten. Das Wesentliche ist die Keimfähigkeit.

Cladothrix ist gekennzeichnet durch falsche Verzweigungen. Unter wahrer Verzweigung hat man zu verstehen jede Abzweigung von Seitenästen von einem Hauptstamme, gleichviel ob der Hauptstamm selbst weitergeht und ein- oder doppelseitig ihre Zweige abgibt oder ob Gabelung in zwei gleichwärtige Äste stattfindet. Unter falscher Verzweigung, wie diese bei den Cladothricheen gefunden wird, hat man nur zu verstehen das Hervorbrechen des Fadens aus der zu eng gewordenen Scheide. Die Scheide repräsentiert den falschen Zweig.

Leptothrix zeigt keine Verzweigungen, sondern steife, wenig gekrümmte Fäden, an denen Teilungsvorgänge fast niemals zu erkennen sind.

Petruschky betrachtet die Familie der Trichomyceten entwicklungsgeschichtlich als Übergangsgruppe zwischen den einfachen Spaltpilzen und den durch ihre Fruktifikationsorgane höher gebildeten Schimmelpilzen. Auch gegenwärtig ist man noch lange nicht darüber einig, bei welcher Spezies der Trichomyceten die Tuberkelbazillen einzuteilen sind. Ledoux-Lebard nennt diesen Mikroorganismus nach Metschnikoff's Vorgang Sklerothrix und stellt dieselbe an die Seite der Cladothricheen. Nicht nur Tuberkelbazillen gehören zu den Trichomyceten, sondern auch sehr viele als echte Saprophyten in der Natur vorkommende Mikroben, welche stets eine Eigenschaft der Tuberkelbazillen zeigen, die Säurefestigkeit. Auch diese Mikroben

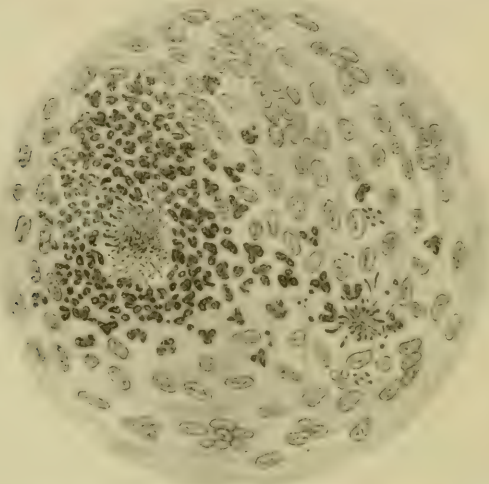


Fig. 12. Aktinomycesähnliche Entwicklung des Moeller'schen Timotheegrassbacillus in der Niere eines Kaninchens.

nehmen wie die Tuberkelbazillen die meist verschiedenen Anilinfarbstoffe schwer an, entfärben sich aber auch sehr langsam in verdünnten Säuren. Die säurefesten in der Natur ungemein verbreiteten Saprophyten wurden von Petri und Rabinowitsch in Milch und Butter nachgewiesen. Petri fand die Butterbazillen in 52,9 Proz., Rabinowitsch in 28,7 Proz. der Butterproben. Moeller fand säurefeste Bazillen im Timotheegrass, der sog. Timotheebacillus. Weiter wurde diese in Mist und Ackererde nachgewiesen. Ihre Kultivierung gelingt viel leichter, als die des Tuberkelbacillus. Alle diese Mikroorganismen erzeugen unter Umständen im Tierkörper kleine Knötchen und können in Strahlenpilzform wachsen. (Fig. 12, 13, 14.) Sehr merkwürdig ist aber die Tatsache, daß man unter Umständen zeigen kann, daß eine Kultur dieser säurefesten Mikro-

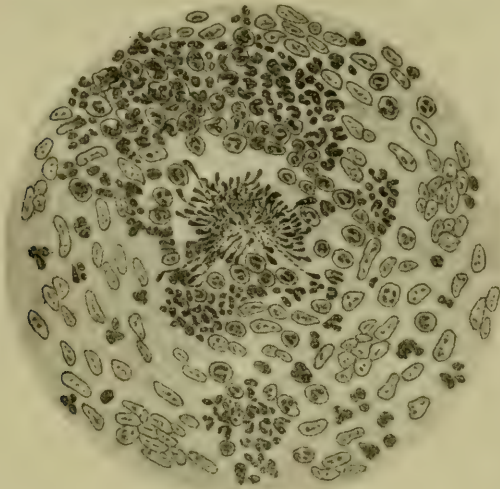


Fig. 13. Aktinomycesähnliche Entwicklung des Moeller'schen Grasbacillus in der Niere eines Kaninchens.

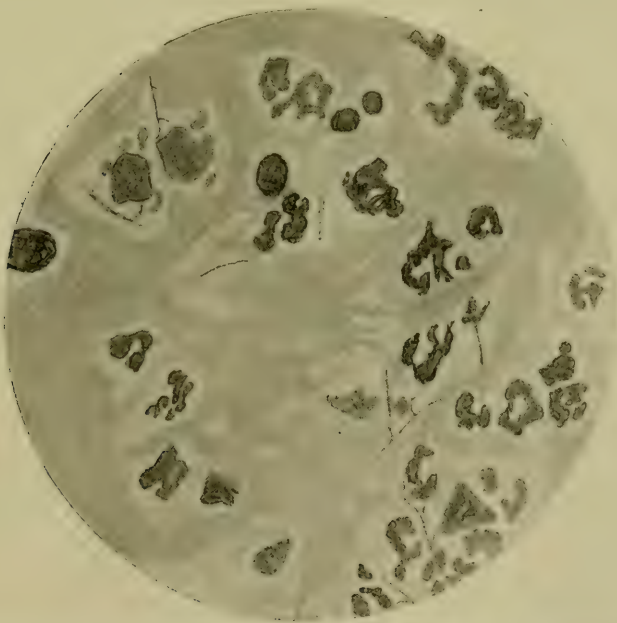


Fig. 14. Grasbazillen mit Streptotricheenverzweigungen im Peritonealexsudat eines infizierten Kaninchens.

organismen durch ein Tuberkuloseimmunserum agglutiniert wird. — Besonders von Weber und Taute ist über die Kultivierung von

säurefesten Bazillen berichtet worden. Bei ihren Versuchen wurden zuerst kleine Stäbchen in der Leber von Fröschen gezeigt mittels Passageversuchen. Es wurde festgestellt, daß die Zahl der aus der Froschleber gewachsenen Kolonien nach einigen Passagen im allgemeinen zunahm, ohne daß jedoch die Frösche der Infektion mit diesen Stäbchen unterlagen. Es erhob sich die Frage, woher diese säurefesten Stäbchen stammen. Nachgewiesen wurde, daß in der Umgebung der Tiere, besonders in Mooszweigen, große Mengen von säurefesten Stäbchen vorkamen. Daß wirklich säurefeste Stäbchen aus der Umgebung in die inneren Organe von Fröschen gelangen können, wurde an Tuberkelbazillen bewiesen. In die Froschgläser wurde eine Aufschwemmung von menschlichen Tuberkelbazillen gegossen. Nach 14 Tagen wurden die Versuchstiere getötet und in steriler Weise geöffnet. Alsdann wurde die Leber herausgenommen und Meerschweinchen mit derselben geimpft. Nach einigen Wochen erwiesen sich die geimpften Meerschweinchen alle als tuberkulös. Meerschweinchen, welche mit Leber der Kontrollfrösche geimpft wurden, blieben am Leben. Es versteht sich, daß sich an Mooszweigen, in der Erde und im Schlamm, den gewöhnlichen Fundorten der säurefesten Stäbchen, außer diesen Stäbchen noch andere Mikroben befinden, welche in der künstlichen Kultur die säurefesten Stäbchen überwuchern. Um diese Stäbchen zu kultivieren, kann man in verschiedener Weise verfahren. Im Jahre 1903 veröffentlichte Spengler eine Arbeit: „Tuberkelbazillenzüchtung und Formaldehydinfektion“, worin er durch zweckentsprechende Vorbehandlung mit Formaldehyd die begleitenden Mikroorganismen in tuberkelbazillenhaltige Bakteriengemische abtötete und so eine Reinkultur dieser Mikroben bekam. Die Tuberkelbazillen verdanken diese Unempfindlichkeit dem Formaldehyd gegenüber ihrer Fetthülle; die sonstigen säurefesten Bazillen verdanken aber gerade diese Säurefestigkeit dieser selben Hülle, so daß auch diese mittels der Spengler'schen Methode isoliert werden können. Während Spengler seine Bakteriengemische mit Formaldehyddämpfen behandelte, kann man auch mit Piatkowski schwache Formaldehydlösungen verwenden. Weber und Taute verwenden zum Abtöten der Begleitbakterien das Malachitgrün, das zuerst von Loeffler als Zusatz zum Nährboden zur Züchtung der Typhusbazillen aus dem Stuhle angegeben wurde und im Verhältnis von 1:500 zu zweiprozentigem Glycerinserum benutzt wurde. Anlässlich ihrer Untersuchungen an den säurefesten Stäbchen und den sog. Kaltblütertuberkelbazillen kommen Weber und Taute zu dem folgenden Schlusse:

Die sog. Kaltblütertuberkelbazillen gehören der Gruppe der saprophytischen säurefesten Bazillen an. Sie finden sich häufig vereinzelt im Körper der Kaltblüter, ohne ihn im geringsten zu

schädigen. — Ausnahmsweise können sie jedoch auch zu üppigem Wachstum im Kaltblüterorganismus gelangen, nämlich dann, wenn durch einen lokalen oder allgemeinen Krankheitsprozeß die Widerstandskraft des Organismus herabgesetzt ist.

Im Jahre 1905 wurden ebenfalls von Beck noch zwei von ihm isolierte säurefeste Bazillen beschrieben, welche resp. *Bacillus tuberculoides* I und II genannt wurden und nach dem Autor von allen jetzt bekannten säurefesten Stäbchen den echten Tuberkelbazillen am nächsten stehen. Der *Bacillus tuberculoides* I wurde von Beck zufällig gefunden in Marktbutter, die zwecks Tuberkelbazillennachweis bei Meerschweinchen verimpft wurde. Die Butter wurde zentrifugiert und die verschiedenen Schichten bei Meerschweinchen in die Bauchhöhle einverleibt. Bei zwei unter fünf Versuchstieren wurden nach ein paar Wochen pathologische Veränderungen gefunden. Nebst sonstigen Abweichungen fanden sich im Netz stecknadelknopf- bis kleinerbsengroße verkäste Knötchen, worin von Beck Bazillen gefunden wurden, welche lebhaft erinnerten an die von Petri und Rabinowitsch beschriebenen Bazillen. Nach Injektion selbst größerer Kulturmengen dieses *Bacillus* in der Bauchhöhle von verschiedenen Versuchstieren traten in der Regel keine Erscheinungen auf. Wurden aber die Bazillen mit Milch oder mit Butter zusammen injiziert, so wurden wieder die oben beschriebenen pathologischen Veränderungen gefunden. Man weiß, daß die meisten säurefesten Bazillen nur dann im Körper der Warmblüter pathologische Veränderungen hervorzurufen imstande sind, wenn dieselben mit Substanzen injiziert werden, welche einen gewissen Fettgehalt besitzen und wodurch eine langsame Resorption hervorgerufen wird.

Besonders durch eine Tatsache unterscheiden die Knötchen sich von den durch Tuberkelbazillen hervorgerufenen. Sie werden mit der Zeit langsam resorbiert. Die Bazillen wirken hier gewissermaßen als Fremdkörper, von denen es bekannt ist, daß sie dieselben Prozesse hervorrufen können.

Der *Bacillus tuberculoides* II wurde von Beck aus den Tonsillen von einer an Lungentuberkulose gestorbenen Frau gezüchtet. Das Material wurde einem Meerschweinchen subkutan einverleibt und erzeugte eine allgemeine Miliartuberkulose, welcher das Tier 6 Wochen nach der Impfung erlag. Auf Blutserum und Glycerinagar verimpftes Tonsillärmaterial entwickelte sich schnell. Nach 10 Tagen entstand ein dicker, grauweißlicher Rasen, worin wieder säurefeste Stäbchen gezeigt wurden. Diese Kulturen entwickelten sich schnell in vierprozentiger Glycerinbouillon. Die Wachstumsverhältnisse waren also ganz anders, als bei den Tuberkelbazillen. Meerschweinchen, welche unter die Haut geimpft wurden, zeigten typische Krankheitserscheinungen und nach 8–10 Wochen trat meist der Tod ein.

Neben anderen pathologischen Veränderungen wurden in den Lungen Knötchen gefunden, welche an die durch menschliche Tuberkelbazillen verursachten Knötchen erinnerten. Auch bei Einspritzung einer Kultur in die Ohrvene eines Kaninchens trat der Tod nach 2 Monaten ein und konnten in den meisten Organen reichliche Tuberkel gezeigt werden.

Durch intravenöse Einspritzung bei Kälbern und nachfolgender Injizierung einer hochvirulenten Perlsuchtkultur konnte gezeigt werden, daß keine Immunität gegen Perlsucht eingetreten war.

Der Bacillus zeigt nur Wachstum bei höheren Temperaturen und auf glyzerinhaltigen Nährböden. Nur auf Blutserum und auf Glycerinagar konnte ein ähnliches Wachstum, wie bei den echten Tuberkelbazillen gezeigt werden. In der Glycerinbouillon war das Wachstum zu schnell und konnte auch das für den Tuberkelbacillus typische Häutchen nicht gebildet werden. Wurde aber ein Impfbrocken auf der Oberfläche zum Schwimmen gebracht, so entwickelt sich innerhalb 14 Tagen ein feines Häutchen, das in seiner Form und mit seinem charakteristischen Geruch an den Tuberkelbacillus erinnert. Im mikroskopischen Präparate wurde Keulenbildung und dichotomische Verzweigung gezeigt. Weil auch in anderer Hinsicht die Stäbchen stark erinnerten an die von Arloing und Courmont beschriebenen Tuberkelbazillen, welche wegen ihres gleichmäßig homogenen Wachstums in Bouillon als diagnostisches Hilfsmittel bei der Tuberkulose Verwertung finden, wurden auch von Beck Agglutinationsversuche vorgenommen. Der Bacillus tuberculoides wurde durch das Blutserum eines mit menschlichen Tuberkelbazillen infizierten Kaninchens in der Höhe von 1:50 agglutiniert; durch das Blutserum von Kaninchen, die mit dem Bacillus tuberculoides infiziert waren, in der Höhe von 1:200; durch das Blutserum eines Phthisikers 1:20 und lediglich durch das Blutserum eines Rindes mit Bugdrüsentuberkulose 1:15. — Mit Recht muß man also Beck beistimmen, wenn er den Bacillus tuberculoides II von allen jetzt bekannten säurefesten Stäbchen dem Bacillus der Tuberkulose am nächsten stellt. Die säurefesten Bazillen und die Tuberkelbazillen zeigen also eine nahe Verwandtschaft durch ihr tinktorielles Verhalten, die Fähigkeit, in Pilzform zu wachsen, durch das Hervorrufen von Knötchen im Tierkörper und durch die wechselseitige Agglutinationsfähigkeit ihrer Sera.

Darf man also auf Grund verschiedener Untersuchungen nicht mehr mit absoluter Sicherheit annehmen, der Tuberkelbacillus sei ein obligater Parasit, eine saprophytische Form bestehe nicht, und dieser Mikroorganismus sei zu seinem Gedeihen ausschließlich auf den menschlichen und tierischen Körper angewiesen, noch mehr drängt sich die Frage nach einem möglichen saprophytischen Leben, wenn

man die Biologie des Tuberkelbacillus und die saprophytisch vorkommenden säurefesten Stäbchen näher studiert.

Wie wir schon hervorgehoben haben, werden die Tuberkelbazillen durch die als Reaktionsprodukt entstandene thermostabile Substanz der Immunsera (Ambozeptor, Sensibilisator, Fixateur) und die thermolabile in normalen Sera anwesende Substanz nicht gelöst. Man bedient sich also der Bordet'schen Reaktion, um den Sensibilisator zu zeigen. In einer Arbeit: „Zur biologischen Diagnose von Infektionskrankheiten“ haben Bruck und Wassermann die Bordet'sche Methode angewandt, um bei mit Tuberkulin behandelten Phthisikern entstandene antituberkulöse Sensibilisatoren zu zeigen. Neuerdings hat Gengou in der „Berliner klinischen Wochenschrift“ eine Arbeit veröffentlicht, wobei ebenfalls diese Reaktion benutzt wurde für den Nachweis der Sensibilisatoren im Serum immunisierter Tiere, um die Beziehungen zu studieren zwischen den verschiedenen säurefesten Stäbchen. In der folgenden Tabelle findet man die erzielten Resultate. Die Tabelle gibt an, daß die Immuntiere Sensibilisatoren erzeugen bei Einverleibung säurefester Bazillen, sei es parasitischer, sei es saprophytischer Natur. Diese Sensibilisatoren sind nicht nur gegen die homologen Mikroben wirksam, sondern auch noch gegen andere säurefeste Bazillen, im besonderen gegen die Menschen-, Rinder- und Hühnertuberkulosebazillen.

Seit ungefähr 4 Jahren habe ich mich mit dergleichen Untersuchungen an säurefesten Stäbchen verschiedener Herkunft beschäftigt. Aus der folgenden Tabelle ergibt sich, daß meine Resultate teils in vollkommener Übereinstimmung mit den Gengou'schen sind, teils einigermaßen davon abweichen.

Aus den folgenden Tabellen auf Seite 609, 610 und 611 ergeben sich folgende Tatsachen:

1. Die am Meerschweinchen gemachte Injektion verschiedener säurefester Bazillen, sei es saprophytischer, sei es für Tiere pathogener Natur, ruft die Bildung von Sensibilisatoren hervor, welche immer gegen den homologen Stamm aktiv sind. Weiter sind diese Sensibilisatoren aktiv gegen andere säurefeste Stäbchen, aber nicht gegen alle bei dieser Versuchsreihe verwendeten. — Meine Resultate sind insoweit verschieden von den von Gengou publizierten, daß ein positiver Erfolg nicht so oft erreicht wurde. Zwischen den verschiedenen untersuchten Kulturen ergab sich oft ein sehr großer Unterschied. — Der Timotheebacillus veranlaßte die Bildung eines Sensibilisators gegen:

den säurefesten Bacillus aus Mist, den säurefesten Bacillus aus Butter, den säurefesten Bacillus aus Moos II, den

säurefesten Bacillus aus Moos III, den Timotheebacillus, die homogene Kultur (Arloing), den Bacillus der Menschentuberkulose (Amsterdam), den Bacillus der Menschentuberkulose (Triest), den Bacillus der Menschentuberkulose (Groningen), den Bacillus der Rindertuberkulose (Leiden).

Der Bacillus der Menschentuberkulose (Belzig) veranlaßte hingegen nur die Bildung eines Sensibilisators gegen:

die homogene Kultur (Arloing), den Bacillus der Menschentuberkulose (Belzig) und den Bacillus der Menschentuberkulose (Triest).

2. Der Bacillus der Menschentuberkulose (Leiden) erzeugte einen Sensibilisator gegen den säurefesten Bacillus aus Mist, gegen den säurefesten Bacillus aus der Leber eines Frosches, den säurefesten Bacillus aus Moos III (Leiden), die homogene Kultur (Arloing), den Bacillus der Menschentuberkulose (Leiden), den Bacillus der Menschentuberkulose (Amsterdam), den Bacillus der Menschentuberkulose (Triest), den Bacillus der Menschentuberkulose (Alkmaar) und den Bacillus der Rindertuberkulose II (Leiden). — Hierbei soll bemerkt werden: daß der Sensibilisator sehr stark wirksam war gegen den homologen Stamm und den Bacillus der Menschentuberkulose Alkmaar, schwach gegen die homogene Kultur (Arloing), den säurefesten Bacillen aus Mist, Moos I und Moos II und die Bazillen der Menschentuberkulose Amsterdam und Triest.
3. Der Bacillus der Menschentuberkulose (Belzig) und der Bacillus der Menschentuberkulose (Triest) erzeugen keinen Sensibilisator gegen die säurefesten Bazillen aus Mist, Moos I, II und III, aus der Butter und aus der Leber eines Frosches; der Stamm aus Belzig erzeugt nur einen Sensibilisator gegen den homologen Stamm und gegen den Stamm aus Triest (schwach) und die Arloing'sche Kultur (schwach); der Stamm aus Triest gegen den homologen Stamm und den Stamm aus Düsseldorf, dazu einen schwachen gegen den Timotheebacillus, die Arloing'sche Kultur und den Stämmen aus Leiden, Amsterdam, Belzig und Groningen.
4. Der Stamm aus Düsseldorf erzeugt mit Ausnahme des säurefesten Bacillus aus Moos III ebensowenig einen Sensibilisator gegen die ersten sechs säurefesten Bazillen.
5. Der Sensibilisator gegen den homologen Stamm wirkt immer gleich stark oder stärker, wie gegen die anderen Stämme.

Die Lehre der Spezifizität der Infektionskrankheiten stellt den Grundstein des Gebäudes der Bakteriologie dar. Schon in den vierziger Jahren wurde von Henle angegeben, welche Postulate zur Erkennung

Tabelle nach Gengou.

Nummer	Sera von Meerschweinchen, die mit den folgenden Mikroben immunisiert wurden:	Säurefeste Bazillen der Butter (Rabnowitsch- Paris)	Säurefeste Bazillen der Butter (Rabnowitsch- Lille)	Säurefeste Bazillen des Pferdekotes	Timotheebazillen	Säurefeste Bazillen (Kom I)	Säurefeste Bazillen (Tobler I)	Säurefeste Bazillen (Tobler II)	Säurefeste Bazillen (Tobler V)	Fischtnberkulose	Blindschleiehtnber- kulose	Homogene Tuberkulose (Arloing)	Menschenntberkulose	Hühnertberkulose	Rindertberkulose
1.	Säurefeste Bazillen der Butter (Rab-Paris)	+													
2.	Säurefeste Bazillen der Butter (Rab-Lille)	+	+	+		+									
3.	Säurefeste Bazillen des Pferdekotes	0	0	+	+	+	+			0	0	0	+	+	+
4.	Timotheebazillen	0	0	+	+	+	+			0	0	0	+	+	+
5.	Säurefeste Bazillen (Kom I)	0	+	+	+	+	+			0	0	0	+	+	+
6.	Säurefeste Bazillen (Tobler I)	0	0	0	0	0	0			0	0	0	+	+	+
7.	Säurefeste Bazillen (Tobler II)	+	0	0	+	0	+			0	0	0	+	+	+
8.	Säurefeste Bazillen (Tobler V)	0	0	0	+	0	+			0	0	0	+	+	+
9.	Fischtnberkulose	+	0	0	+	0	+			+	+	+	+	+	+
10.	Blindschleiehtuberkulose	+	0	0	0	0	0			+	+	+	+	+	+
11.	Homogene Tuberkulose (Arloing)	+	0	0	0	0	0			+	+	+	+	+	+
12.	Normales Meerschweinchenserum 55°	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+

Nummer	Sera von Meerschweinchen, die mit den folgenden Mikroben immunisiert wurden:	Säurefeste Bazillen aus Mist	Säurefeste Bazillen der Butter	Säurefeste Bazillen aus der Leber eines Frosches	Säurefeste Bazillen aus Moos I (Leiden)	Säurefeste Bazillen aus Moos II (Alkmaar)	Säurefeste Bazillen aus Moos III (Leiden)
1.	Säurefeste Bazillen aus Mist . . .	d	+	0	+	+	0
2.	Säurefeste Bazillen aus Butter . .	+	d	0	+	0	+
3.	Säurefeste Bazillen aus der Leber eines Frosches	0	0	d	+	0	0
4.	Säurefeste Bazillen aus Moos I (Leiden)	+	+	+	d	+	+
5.	Säurefeste Bazillen aus Moos II (Alkmaar)	+	0	0	+	d	0
6.	Säurefeste Bazillen aus Moos III (Leiden)	+	+	0	+	0	+
7.	Timotheebazillen	+	+	0	0	+	+
8.	Homogene Kultur (Arloing) . .	0	0	0	+	0	0
9.	Menschentuberkulose (Leiden)	+	0	0	+	0	+
10.	Menschentuberkulose (Amsterdam)	+	0	+	0	+	d
11.	Menschentuberkulose (Belzig), La- boratorium Krah1	0	0	0	0	0	0
12.	Menschentuberkulose (Triest), La- boratorium Krah1	0	0	0	0	0	0
13.	Menschentuberkulose (Alkmaar) . .	0	d	0	+	+	+
14.	Menschentuberkulose (Groningen) .	+	0	0	0	+	0
15.	Menschentuberkulose (Düsseldorf) .	0	0	0	0	0	+
16.	Rindertuberkulose I (Leiden) . .	0	+	+	+	+	0
17.	Rindertuberkulose II (Leiden) . .	+	0	+	0	0	+

Timotheebazillen	Homogene Kultur (Arling)	Menschentuberkulose (Leiden)	Menschentuberkulose (Amsterdam)	Menschentuberkulose (Belzig), Laboratorium Krah1	Menschentuberkulose (Triest), Laboratorium Krah1	Menschentuberkulose (Alkmaar)	Menschentuberkulose (Groningen)	Menschentuberkulose (Düsseldorf)	Rindertuberkulose I (Leiden)	Rindertuberkulose II (Leiden)
0	+	0	0	0	+	0	0	0	+	0
+	+	0	0	0	0	+	+	0	+	0
+	0	0	+	0	0	+	0	0	0	+
0	+	+	0	0	0	+	0	0	d	0
+	0	0	d	0	0	+	+	0	+	0
+	0	+	+	0	0	+	0	0	0	+
+	+	0	+	0	+	+	+	0	0	+
+	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+
+	+	+	0	+	+	0	0	+	+	0
0	+	+	+	0	+	+	0	0	0	+
+	0	0	d	0	+	+	+	0	0	0
+	0	0	+	0	+	+	+	0	0	0
0	+	0	0	d	+	0	0	0	0	0
+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	0
+	+	+	+	+	+	0	+	+	0	0
+	0	+	+	0	0	+	+	0	+	+
+	0	0	+	0	0	+	+	0	+	+
0	0	0	+	0	0	+	+	0	+	0
0	+	0	+	+	+	0	0	d	+	0
0	+	0	+	0	0	+	+	0	+	+
+	0	+	0	0	0	+	0	0	+	+
+	0	+	0	0	0	+	0	0	+	+

von spezifischen lebenden Krankheitserregern erfüllt werden müßten. Pasteur entdeckte später, daß bei verschiedenen Gärungsvorgängen, bei denen häufig nur ganz bestimmte chemische Verbindungen geformt wurden, nur stets eine Art von Gärungserregern vorkommt; danach folgten die großen Entdeckungen der spezifischen Krankheitserreger von Robert Koch.

Eine große Ausdehnung erlangte die Lehre von der Spezifität mit der Entdeckung der spezifischen Bakteriengifte, den Toxinen, und ihrer Gegengifte, den Antitoxinen. Nur der Diphtheriebacillus ist imstande, das krankmachende Diphtherietoxin zu sezernieren, und nur dieses Toxin erzeugt im Tierkörper das spezifische Antitoxin. Das Antitoxin kann durch nichts nachgewiesen werden, als durch die spezifische Affinität zum Toxin. Diphtherieantitoxin kann nur gezeigt werden, wenn es, mit Diphtheriegift in vielfacher tödlicher Dosis gemischt bei Versuchstieren einverleibt, der Diphtheriegiftung vorzubeugen imstande ist. Dasselbe gilt für das Tetanustoxin. Ein Gift ist also charakterisiert durch sein Gegengift, ein pathogener Mikroorganismus durch die spezifische Wirkung seiner Gifte. Wenn also ein Mikroorganismus nicht virulent ist, also keine Toxine zu sezernieren imstande ist, kann er unter Umständen nicht mit absoluter Sicherheit definiert werden. In engem Zusammenhang mit der Frage der Spezifität steht die von der Variabilität der Arten. Bis jetzt ist es noch nicht gelungen, harmlose Saprophyten durch dauernde Züchtung im Tierkörper zu infektiösen Krankheitserregern zu transformieren. So hat man z. B. vergebens versucht, den Heubacillus in den Milzbrandbacillus umzuzüchten. Von einigen Krankheiten haben die Erreger während Jahrtausenden ihre pathogenetischen Eigenschaften bewahrt. Dies kann man z. B. aus dem klinischen Verlauf und der Epidemiologie der Pest schließen. Daneben können viele echte Infektionserreger als Saprophyten außerhalb des Körpers leben, ohne ihre infektiösen Eigenschaften zu verlieren. Viele Forscher nehmen daher an, daß die Ansteckungsfähigkeit der pathogenen Mikroorganismen keine ontogenetisch erworbene, sondern eine phylogenetisch entstandene Eigenschaft ist. Schwierig kann die Sachlage werden, wenn ein typisches, allein die Infektionskrankheit hervorrufendes Toxin nicht gezeigt werden kann; dies ist der Fall beim Tuberkelbacillus und verschiedenen anderen pathogenen Mikroorganismen. Hier bedient man sich anderer Hilfsmittel und man versucht durch die als Reaktionsprodukte entstandene Agglutinine und Sensibilisatoren (Ambozeptoren resp. Fixateurs) die Mikroorganismen zu identifizieren. — Von diesen Mikroorganismen habe ich gerade den Tuberkelbacillus ausführlich besprochen, weil die Tuberkulose als eine ungemein verbreitete Infektionskrankheit großes Interesse beansprucht und gerade hier die Lösung der Frage der Spezifität und

der Variabilität teilweise auf botanischem Gebiete liegt. (Fig. 15 und 16.)

Von den meisten Forschern wird gegenwärtig mit Recht angenommen, die Tuberkelbazillen und die säurefesten Stäbchen im allgemeinen gehören nicht zu den niedrigsten Pilzen, zu den Schizomyceten, sondern zu den Trichomyceten. Verzweigungen sind bei diesen Mikroben sehr oft gezeigt. — Kann man also auf Grund dieser Verzweigungen Artverschiedenheiten bei den Tuberkelbazillen feststellen, dann gehört z. B. der eine Stamm zu den Cladothricheen, der andere

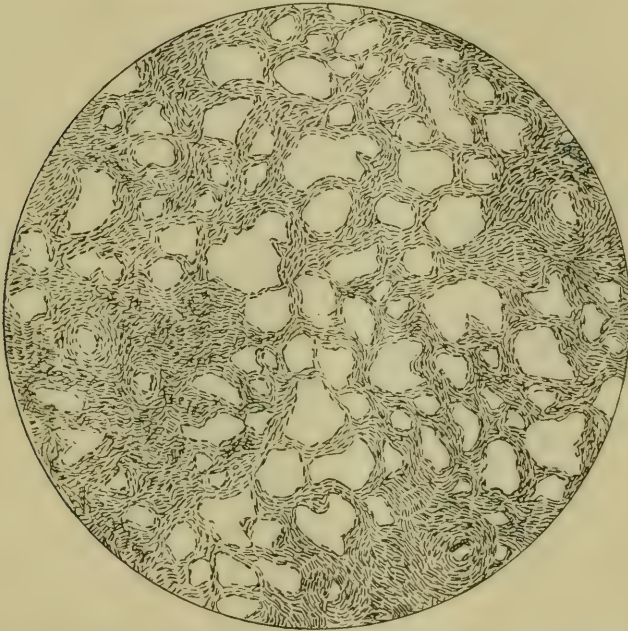


Fig. 15. Präparat einer gewöhnlichen Tuberkelbazillenreinkultur.

zu den Streptotricheen. Die Immunitätsreaktionen haben uns schon gezeigt, daß der eine Stamm von einem homologen Immunsérum agglutiniert wird, der andere nicht oder viel weniger stark. Ein Sensibilisator zeigt sich aktiv gegenüber dem einen Stamme, weniger aktiv gegenüber einem zweiten, völlig unwirksam gegenüber einem dritten, zeigt sich hingegen völlig wirksam gegenüber einem vollkommen saprophytischen säurefesten Stäbchen. — Im folgenden will ich zeigen, daß morphologische Unterschiede zwischen verschiedenen Stämmen mit Sicherheit beobachtet werden können. Dafür ist es aber nötig, daß man die Entwicklung dieser Mikroorganismen unter dem Mikroskop verfolgen kann. — Bei diesen Untersuchungen ver-

führt man in folgender Weise: Steriler 6prozentiger Glyzerinagar wird flüssig gemacht und bis auf 40° abgekühlt. Während der Nährboden bei dieser Temperatur gehalten wird, leitet man während einer halben Stunde einen Sauerstoffstrom hindurch. Wenn nun der Nährboden also mit Sauerstoff gesättigt ist, wird derselbe mit Tuberkelbazillen geimpft. Einige Tropfen dieses geimpften Materials werden auf einen großen Objektträger gebracht und mit einem großen Deckglase bedeckt. Um dem Eintrocknen der Präparate vorzubeugen, werden die Ränder paraffiniert. Jetzt stellt man auf eine bestimmte

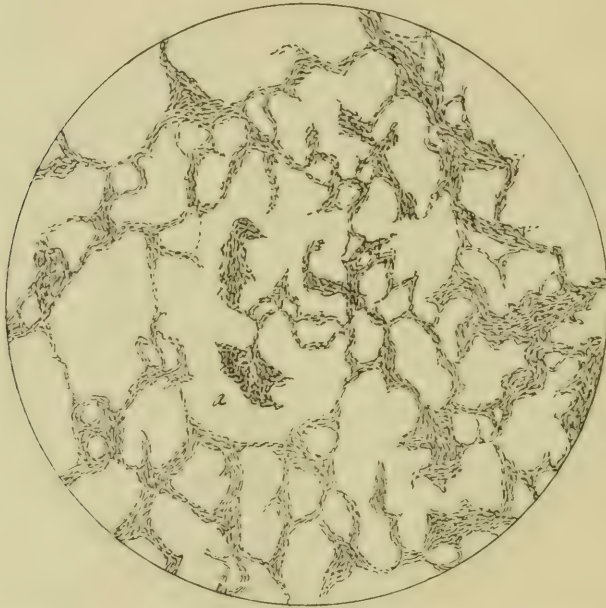


Fig. 16. Präparat einer Reinkultur von Tuberkelbazillen mit körnigem Zerfall (bei a).

Stelle des Präparates ein und markiert sich dieselbe mittels des einstellbaren Objektisches. Das Präparat wird in den Brutschrank gebracht und in regelmäßigen Zwischenräumen beobachtet. In dieser Weise kann man folgendes feststellen:

1. In den in dieser Weise angefertigten Präparaten sind nur wenige Individuen wachstumsfähig; es kann geschehen, daß die Mikroorganismen in ein und demselben Gesichtsfeld nach einigen Tagen gar keine Veränderungen zeigen.
2. Wachsende Mikroorganismen tun dies fast regelmäßig mittels Verzweigungen.

3. Die Verzweigung geht bei verschiedenen Stämmen in verschiedener Weise vor sich.
4. Bei zahlreichen Präparaten habe ich bis jetzt drei verschiedene Wachstumstypen festgestellt.

Bei verschiedenen Kulturen gelingt es nicht, das Wachstum in oben beschriebener Weise zu verfolgen. Dies sind besonders die älteren, sehr langsam wachsenden Kulturen. Die angefertigten mikroskopischen Präparate sehen aus wie Fig. 15 und 16. Besonders wenn man in dem mikroskopischen Präparat Teile findet, wo nur

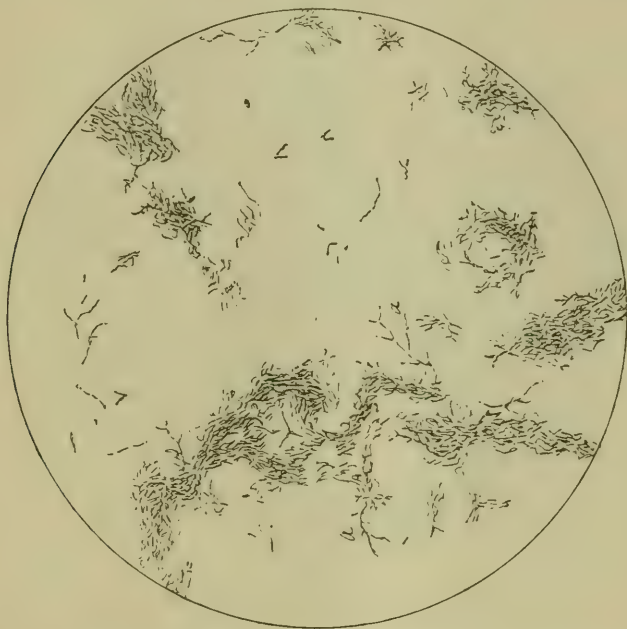


Fig. 17. Einfache laterale Verzweigung von Tuberkelbazillen (bei *a*).

vereinzelte Mikroorganismenhaufen den Farbstoff gut aufgenommen haben, kann das Wachstum ein außerordentlich langsames sein.

Von den drei beobachteten Wachstumstypen findet man am verbreitetsten folgendes:

Am Bazillenleibe bilden sich in unregelmäßigen Abständen kleine Ausbuchtungen, aus welchen nur einfache Seitenzweige hervordachsen. Eine echte Dichotomie wurde niemals beobachtet. Fig. 17 stellt eine Abbildung des gefärbten Präparates einer dergleichen Kultur dar.

Beim zweiten Wachstumstypus beobachtet man eine wahre Dichotomie. Jeder Zweig bildet an seinem Ende zwei neue und aus jedem dieser können wieder zwei Zweige wachsen. (Fig. 18.)

Die dritte Form bildet nach dem Wachstumstypus der Chladoricheen sog. falsche Verzweigungen. Von jeder Doppelsprosse bleibt stets der eine sozusagen steril, während nur der andere an seinem Ende eine neue, ebenfalls wieder falsche Dichotomie bildet. Fig. 19.

Weiter soll hier noch erwähnt werden, daß nur einmal von mir ein Wachstumstypus beobachtet wurde, der in Fig. 20 abgebildet ist. Im lebenden Präparate sieht man ab und zu aus dem Bazillenende mehrere Zweige auswachsen, welche mit dem mütterlichen Leibe eine Art Pinsel bilden.

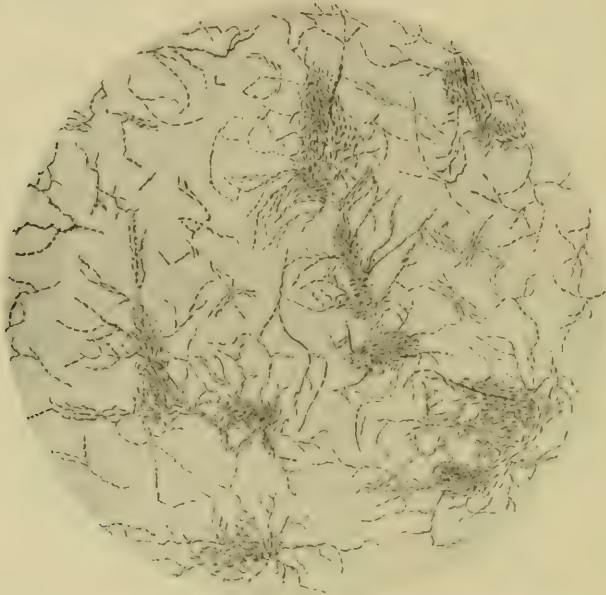


Fig. 18. Wahre Dichotomie bei Tuberkelbazillen.

Das Wesen der Infektion (inficere = verunreinigen) besteht darin, daß ein lebendes vermehrungsfähiges Agens von außen in den Organismus eindringt, sich dort vermehrt und seine spezifischen Sekretionsprodukte, die Toxine, sezerniert, welche eine spezifische Infektionskrankheit hervorrufen. Unter Umständen kann also eine genügende Menge dieser Sekretionsprodukte, dieser Toxine, ebenfalls die Infektionskrankheit hervorrufen, während nicht sekretionsfähigen Mikroorganismen für den Körper nur eine saprophytische Bedeutung zukommt.

Um eine Infektion hervorzurufen, ist vor allem nötig, daß die pathogenen Mikroorganismen in den Körper, in das Gewebe ein-

dringen. Solange die spezifischen Krankheitserreger sich nur auf der Oberfläche des Körpers befinden, können sie denselben nicht krankmachen. Auf den Schleimhäuten, welche mit der Luft kommunizieren, findet man regelmäßig Mikroben, welche unter Umständen Infektionskrankheiten hervorrufen können; dieses geschieht aber nur ausnahmsweise.

An den Händen der Wärter bei Infektionskrankheiten sind Tuberkel- und Typhusbazillen gefunden worden, ohne den Träger krank zu machen. Wenn man aber berücksichtigt, daß die normale Haut die meisten chemischen Stoffe nur sehr träge oder sogar gar

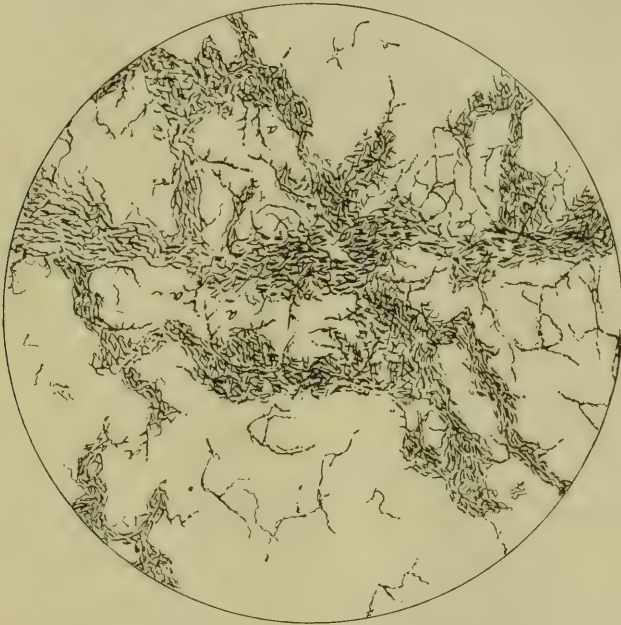


Fig. 19. Falsche Dichotomie bei Tuberkelbazillen.

nicht resorbiert, so wird es nicht wundernehmen, daß dieselbe auch dem Eindringen pathogener Mikroben einen mächtigen Widerstand entgegenstellt.

Unter Umständen dringen die pathogenen Keime in das Innere des Organismus durch kleine nicht genügend beobachtete Hautwunden; so scheint es ziemlich sicher, daß bei der Bubonenpest die Ansteckung auf diesem Wege erfolgt. Sind die Mikroben einmal in die Blutbahn eingetreten, so erfolgt die Verschleppung durch den ganzen Körper sehr rasch. Schimmelbusch konnte z. B. zeigen, daß Mäuse milzbrandkrank wurden, wenn man dieselben mit Anthraxbazillen am Ende des Schwanzes impfte und diesen Körperteil nach 10 Minuten amputierte.

Basenau konnte feststellen, daß Bakterien bereits 60 Minuten nach subkutaner Impfung zahlreich in Herz, Leber und Milz vorhanden waren. Einen großen Widerstand empfinden die infizierten Mikroorganismen seitens des Gewebedruckes. Taucht man, wie die Untersuchungen von Friedrich gezeigt haben, den verwundeten Mäuseschwanz in eine Aufschwemmung von Milzbrandbazillen, anstatt dieselben mechanisch dem Gewebe einzuverleiben, so erfolgt keine Verschleppung in die Blutbahn. Wenn also unter anscheinend normalen Umständen eine sehr geringe Anzahl Infektionskrankheitserreger durch die Haut den Organismus infiziert, stellen die meisten Schleimhäute eine viel mehr gefährliche Eintrittspforte für die infektiösen Keime dar.

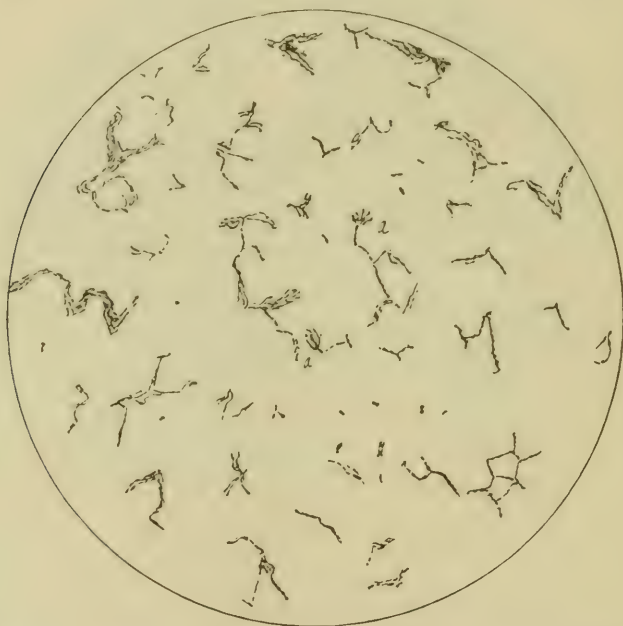


Fig. 20. Pinselartige Verzweigung von Tuberkelbazillen (bei *a*).

Besonders der Nasenrachenraum und gewisse Teile der Schleimhaut des Darmes sind als *porte-d'entrée* sehr beliebt und sollen daher später erwähnt werden. Wie vorsichtig man bei der Beurteilung der Infektionsgefahr bei gewissen Schleimhäuten sein soll, haben Experimente gezeigt, wobei man versuchte, Ratten pestkrank zu machen mittels Einträufeln von Bouillonkulturen in die völlig intakte Bindehaut des Auges. Von der Deutschen Pestkommission wurde im Jahre 1899 die Tatsache festgestellt, daß die leiseste Berührung mit einer Spur infektiösen Materials genügte, um gesunde Ratten von der intakten Bindehaut aus pestkrank zu machen. Dasselbe

wurde von Contés für den Bacillus des Rotzes gezeigt. Später aber wurde von Römer festgestellt, daß die Resorption nicht in der Bindehaut des Auges vor sich ging, sondern daß die Mikroorganismen durch die Tränenkanäle bis in den Nasenrachenraum abwärts geschwemmt wurden und hier, wo die Verhältnisse ganz anders sind, zur Resorption gelangten. Wurden nämlich die Tränenkanäle vor der Berührung der Bindehaut mit infektiösem Material unterbunden, so trat die Infektion nicht auf. Die Conjunctiva war also an sich durch ihr mehrschichtiges Pflasterepithel genügend geschützt. Auch die Mundhöhle ist durch ihr mehrschichtiges resistentes Pflasterepithel ziemlich gut geschützt. Wie wir später sehen werden, spielen hier besonders die Leukocyten, welche aus dem Gewebsverband getreten sind und die mechanischen Verhältnisse (die Mikroorganismen werden mit dem Speichel und der Nahrung verschluckt) eine ziemlich große Rolle. Von verschiedenen Autoren wird dem Speichel eine baktericide Wirkung zugeschrieben wegen der Anwesenheit des Kaliumrhodanats. Im Institut Pasteur hat aber Hugenschmidt gezeigt, daß diesem Salze in Verdünnungen, in welchen es in der Mundhöhle vorkommt, antiseptische Wirkungen nicht zukommen. Besonders stark tritt die antiseptische Wirkung chemischer Verbindungen an der Oberfläche der Schleimhaut des Magens hervor. Wenn man bei Versuchstieren durch fortwährende Alkalisierung die Wirkung der Magensäure ausschaltet, so kann man sofort eine vermehrte Darmfäulnis zeigen. Nicht alle Mikroorganismen sind eben stark widerstandsfähig der Salzsäure gegenüber. Sporen werden im allgemeinen nicht geschädigt. Während Milzbrandbazillen bei intrastomachaler Einverleibung konstant vernichtet werden, werden die Sporen gar nicht geschädigt. Auch können unter Umständen Typhus- und Cholera-bazillen den Magen passieren und später im Darne gefunden werden. Hier aber geht eine Unmenge von Mikroorganismen zugrunde, und man darf wohl annehmen, daß die vom Darm aus drohende Infektionsgefahr des Körpers von manchen Seiten überschätzt wird. Die Infektionsgefahr ist nur groß in den sog. Peyer'schen Placques, welche sich im unteren Teile des Dünndarms vorfinden und welche im allgemeinen denselben Bau zeigen, wie die lymphatischen Gebilde des Nasenrachenraumes.

Die Versuche von Nocard und Kaufmann, die behaupten, daß beim Hunde während der Verdauung ganz regelmäßig Durchtritt von Bakterien stattfinde, sind von Neisser und Opitz nachgeprüft worden; sie bekamen selbst bei reichlicher Bakterienverfütterung negative Resultate. Wiewohl hierdurch nicht ausgeschlossen wurde, daß unter Umständen pathogene Mikroorganismen aufgenommen werden können, kann man mit ziemlich großer Sicherheit annehmen, daß dieselben unter normalen Verhältnissen nur ausnahmsweise krank machen. Gegen eine fortwährende bedeutende Resorption von

Mikroben vom Darm aus spricht schon die von Pasteur festgestellte Tatsache, daß die inneren Organe frisch getöteter Tiere stets keimfrei gefunden werden. Noch eine andere höchst bemerkenswerte Tatsache wurde von Neißer festgestellt. Wenn man Tiere mit sehr virulenten Kulturen füttert, denen man Glassplitter hinzufügt, ist man fast sicher, daß hier und da der Darm schwer verletzt wird. Infektion tritt aber nicht ein. Spritzt man dieselben Mikroorganismen an anderen Körperstellen ein, so erkranken die Versuchstiere. Nun kann man nicht annehmen, daß bei dergleichen schweren Verletzungen die Mikroorganismen nicht resorbiert werden und diese Resorption geschieht auch allerdings. Die Mikroorganismen kommen also unter anderen Verhältnissen in den Körper, wie z. B. bei der krankmachenden subkutanen Einverleibung. Durch Impfungen bei dergleichen Versuchstieren aus den Gefäßen des Mesenteriums kann man sich überzeugen, daß die Keime noch leben und wachstumsfähig sind. Was ist also hierbei geschehen? Die Mikroorganismen haben ihre Virulenz verloren, d. h. die schon sezernierten Toxine werden im Darmlumen unschädlich gemacht, das Vermögen, neue Toxine zu sezernieren, ist vorläufig paralysiert und kehrt nicht schnell genug zurück. Die vorher virulenten infektionsfähigen Parasiten sind damit zu harmlosen Saprophyten geworden, und bevor das Vermögen, Toxine zu sezernieren, zurückkehrt, werden sie von den Leukocyten aufgenommen und verdaut. Später werden wir sehen, welche eine große Rolle die Darmfermente bei diesem Prozeß spielen. Eine allgemein bekannte Tatsache ist es, daß besonders die proteolytischen Fermente, welche vom Pankreas sezerniert werden, schädlich auf pathogene Mikroorganismen einwirken.

So findet man auch die Erscheinung, daß höchst pathogene Mikroorganismen, wie die Mikroben des Tetanus und des malignen Ödems, niemals vom Darmgewebe aus den Körper infizieren. Um das Wesen der Infektion durch einen bestimmten Mikroorganismus zu erklären, muß man also mit den biologischen Eigenschaften der Mikrobe und der verschiedenen Eintrittsstellen bekannt sein. Der Tetanusbacillus ist eine obligat anaerobe Mikrobe, das will vor allem sagen, er zeigt seine typischen Eigenschaften nur dann, wenn er sich in sauerstofffreier Umgebung befindet. Gelangt er also sofort in die Blutbahn, so wird er nicht sekretionsfähig, also nicht pathogen und geht demzufolge als Saprophyt zugrunde. Ganz anders wird aber die Sachlage, wenn man Tetanusbazillen oder Sporen mit einem Holzsplitter bei einem Versuchstiere subkutan impft; auch der Mensch wird in ähnlicher Weise krank. Durch die Anwesenheit des Sauerstoffs entwickeln die Mikroorganismen ihre pathogenen Eigenschaften nicht. Die Wunde heilt aber allmählich und um den Splitter entsteht Narbengewebe, das bekanntlich sehr blutarm ist. Der Sauer-

stoff verschwindet also mehr und mehr, die Mikrobe fängt an, ihre Toxine zu sezernieren, wird also pathogen und infiziert den Körper. Ebenso ist es eine bekannte Tatsache, daß der Influenzabacillus nur in der Schleimhaut des Bronchialbaumes seine ersten Krankheitswirkungen entfaltet. Wird dieser Mikroorganismus, der sehr wenig widerstandsfähig ist, verschluckt, so geht er sofort zugrunde. Wird er aber inhaled (und bei dieser Krankheit gibt es typische Luftinfektion), so gelangt er in die Lungen und findet hier ein Gewebe, dessen Verteidigungsmittel viel schneller im Stiche lassen, wie die des Darmes.

Viel schwieriger wird die Sachlage bei anderen pathogenen Keimen, deren Prädisposition für bestimmte Körpergewebe uns gar nicht oder sehr ungenügend bekannt ist. So dringt z. B. der Gonococcus nur in diejenigen Teile des Geschlechtsapparates, die mit Cylinderepithel bekleidet sind.

Es versteht sich, daß neben diesen Faktoren besonders der Antagonismus und die Symbiose zwischen den verschiedenen Mikroorganismen, welche regelmäßig oder unter Umständen auf den Schleimhäuten gefunden werden, eine große Rolle spielt. Leider ist diese Sache bisher mehr *in vitro*, als *in vivo* studiert worden.

Von großem Werte ist es z. B., daß exquisit pathogen wirkende Mikroorganismen in Konkurrenz mit anderen sehr schnell unterliegen oder wenigstens kein Wachstum zeigen. Von Bitter wurde festgestellt, daß der Pestbacillus regelmäßig zugrunde geht, wenn er auf demselben Substrat mit Streptokokken geimpft wird, selbst wenn er in dem Saatmaterial in hundertfach größerer Menge vorhanden war, als die begleitenden Mikroben.

Milzbrandbazillen und Staphylokokken werden stark beeinflusst von den Stoffwechselprodukten des Cholera vibrios, dabei ist es sehr bemerkenswert, daß diese Mikrobe durch Wasserbakterien nicht beeinträchtigt wird. — Neben dem Antagonismus des Wachstums besteht ein Antagonismus der Funktion. Nicht nur geschieht es, daß eine Mikrobe, welche sich neben einem anderen entwickelt und üppig gedeiht, bestimmte Stoffwechselprodukte nicht mehr produziert, sondern auch die Toxine werden nicht mehr sezerniert, das will also sagen, daß diese Mikrobe ihre krankmachenden Eigenschaften verliert.

Die Verhältnisse, wobei ein pathogener Mikroorganismus infizieren kann, sind also unter Umständen sehr verschieden und ziemlich kompliziert. Vor allem müssen aber die Mikroben die Oberfläche verlassen und in den Körper eindringen. Dies nun geschieht in verschiedener Weise. Vom praktischen Standpunkte aus muß man aber eine passive und eine aktive Einwanderung unterscheiden. Die erste findet man hauptsächlich in den lymphatischen Apparaten der Schleimhäute, besonders im Nasenrachenraum; die aktive in den anderen Schleimhäuten.

Um die Kreuzungsstelle der Luft- und Speiseröhre befindet sich ein kreisförmiger Ring von zusammengehörigen Organen, welche einen gemeinsamen Bau besitzen und von Waldeyer der lymphatische Rachenring genannt wurde. Dieser lymphatische Rachenring besteht aus den beiden Gaumenmandeln, Tonsillen genannt, und der Rachentonsille. Die Gaumenmandeln sind durch eine Reihe lymphatischer Drüsen, welche sich am Zungengrunde befinden, verbunden. Die Rachentonsille ist beiderseits mit den Gaumentonsillen verbunden durch eine Drüsenreihe, welche von den Tonsillen bis zur Öffnung der Tuba Eustachii emporsteigt. Weiter beachte man die lymphatischen Gebilde, welche die hintere Nasenöffnung als Fortsatz dieses Ringes umgeben. Die Oberfläche der beiden Tonsillen sieht wegen der vielen Zerklüftungen wie eine Mandelschale aus. Bei Betrachtung der dem Munde zugekehrten Seite dieser Mandeln sieht man, daß sie von mannigfachen miteinander korrespondierenden Öffnungen durchsetzt sind, welche in das Innere der Lakunen, in die sog. Krypten führen. Im Innern der Tonsillen werden dieselben weiter und verzweigen sich. Normalerweise sind sie wie der Rachen mit einem mehrschichtigen Pflasterepithel bedeckt. Die Mandeln bestehen aus einem bindegewebigen Gerüst, worin eine Menge von Balgdrüsen eingebettet ist. Daneben befinden sich zerstreute Schleimdrüsen von acinösem Bau, die ihren Inhalt in die Krypten und auf die freie Oberfläche ergießen. Stöhr unterscheidet in dem eigentlichen Drüsengewebe teils lockere, teils kompaktere Infiltrationen von Leukocytenhaufen. Weiter findet man kleine Lymphknötchen, das sind kleine bläschenartige Bildungen, welche aus konzentrisch angeordneten Leukocytenreihen bestehen, welche in der Mitte, dem sog. Flemmingschen Keimcentrum, eine lebhafte Zellteilung zeigen. Die neuentstandenen Lymphocyten werden nach außen geschoben und können in die Interzellulärgänge, in das Lymph- und Blutgefäßsystem gelangen. Die Lymphe der Tonsillen verläßt diese Organe auf Lymphbahnen, welche sich in etwa drei bis fünf Abflußkanälen sammeln. Nachdem die Lymphe in der Halsgegend verschiedene Drüsenpakete passiert hat, gelangt dieselbe in das Innere des Thoraxraumes und hier in ziemlich umfangreichen eigenen Stämmen zwischen den Wurzeln der großen Gefäße in den von unten aufsteigenden Ductus thoracicus. Die verschiedenen Lymphgefäße des Halses gehen auf ihrem Wege bis zum Ductus thoracicus miteinander mannigfache Anastomosen ein. Stöhr fand in den verschiedenen Lymphfollikeln (so nennt man die oben beschriebenen Leukocytenanhäufungen) eine intensive Infiltration der darüber gelegenen Schleimhaut. Die Zellen können, indem sie das Epithel durchbrechen, auf die Oberfläche der Schleimhaut geraten und so aus dem Gewebsverbande des Körpers treten. Es ist von großer Wichtigkeit, daß die

zwischen den Epithelzellen gelegenen Öffnungen den Zellen als Austrittsstellen dienen. Einwanderung der Leukocyten in die Zellen kommt bei dem die Mandeln bedeckenden Pflasterepithel nicht vor. Diese Leukocytendurchwanderung ist ein völlig physiologischer Vorgang und kein Zeichen irgend welcher Entzündung. Sie wurde schon am Ende des Embryonallebens beobachtet. Die Zellen stammen, wie schon erwähnt, aus den Follikeln, wo sie fortwährend neu gebildet werden. Unter dem fortwährenden Druck der Leukocyten leidet das Epithel der Mandeln; manche Stellen erscheinen so von den Leukocyten durchsetzt, daß dasselbe fast nicht mehr zu erkennen ist, und oft gelingt es, zu zeigen, daß das Epithel völlig entfernt oder nur in kümmerlichen Resten vorgefunden wird. Von der freien Oberfläche der Tonsillen kann man dann oft die Leukocyten in langen Reihen bis zu den Follikeln verfolgen. Haben die Leukocyten einmal die Oberfläche erreicht, so treten dieselben in großen Mengen aus und gelangen in die Mundhöhle, wo man sie leicht als die sog. Speichelkörperchen zurückfinden kann. Die Entdeckung der Identität derselben mit den Lymphocyten des lymphatischen Apparates des Waldeyer'schen Ringes stammt von Stöhr.

Metschnikoff schreibt diesen Zellen eine spezifisch phagocytaire Wirkung zu. Sanarelli war der Ansicht, der Speichel des Mundes wirke stark baktericid. Hugenschmidt und Miller, die zeigen konnten, daß der Speichel, wenn derselbe vorher filtriert und somit einer Reihe für den Mikroorganismen wichtiger Nährstoffe (Epithelschollen, Schleim, Nahrungsreste) beraubt ist, nur einen schlechten Nährboden darstellt, kamen zu entgegengesetzten Resultaten.

Die Mundhöhle, welche dem Eindringen der Bakterien mit der Nahrung und der Luft in besonders hohem Grade ausgesetzt ist, enthält eine große Menge pathogener Mikroorganismen. Nicht nur können fast konstant Pneumo-, Staphylo- und Streptokokken gefunden werden, sondern unter Umständen sind vollvirulente Diphtheriebazillen nachgewiesen und trotzdem heilen Wunden in der Mundhöhle rasch und führen intrabukkale Operationen nur selten zu Sekundärinfektionen. Man kann nicht annehmen, daß die fortwährende mechanische Reinigung der Mundhöhle, indem die Mikroorganismen mit dem Speichel verschluckt werden und im sauren Magensaft zugrunde gehen, ausreicht, um fortwährend jeder Infektion vorzubeugen. Nach Hugenschmidt hat der Speichel eine andere indirekte Wirkung. Derselbe regt nämlich eine positive Chemotaxis seitens der Leukocyten an. Wenn der genannte Autor in den Körper von Versuchstieren speichelhaltige Glaskapillaren einbrachte, füllten dieselben sich bald mit großen Mengen eingewanderter Leukocyten.

Nach Metschnikoff beruht also die merkwürdige Heilungsfähigkeit der Mundhöhle auf dem schnellen Zuströmen der Leukocyten. Hierzu kommt aber eine andere bemerkenswerte Tatsache. In jeder Mundhöhle findet man konstant eine große Menge Saprophyten, welche nicht nur dadurch, daß dieselben einen großen Teil der Nahrung in Anspruch nehmen, sondern auch in rein biologischer Weise der Entwicklung der pathogenen Mikroorganismen entgegen arbeiten.

Jetzt müssen wir aber bemerken, daß die Leukocyten diese positive Chemotaxis zur Mundhöhle nur in vollkommen gesunden Tagen zeigen und daß unter Umständen die sonst in durchaus gleichmäßiger Weise stattfindende Durchwanderung des Epithels seitens der Leukocyten teilweise aber auch völlig stagnieren kann. Zuerst hat Stöhr in einer Arbeit: „Tonsillen bei Pyothorax“ diese Tatsache erwähnt. Bei zwei Krankheitsprozessen konnte die physiologische Durchwanderung der Leukocyten nicht mehr nachgewiesen werden. Diese Erscheinung findet in folgender Weise ihre Erklärung:

An der Stelle des Krankheitsprozesses (die eiterige Brustfellentzündung) werden Leukocyten in massenhafter Menge benutzt, welche aus allen Teilen des Körpers herbeigezogen werden mit Hilfe chemotaktisch wirksamer, in der Blutbahn kreisender Substanzen. Diese reizen ebenfalls die in den Follikeln der Mandeln entstehenden Leukocyten und übertreffen den Reiz des von der Mundhöhle aus wirkenden Speichels. Die amöboiden Zellen wandern in die Lymphgefäße, teilweise auch in die Blutgefäße und geraten in dieser Weise an die gefährdete Stelle. Auch andere Krankheitsprozesse können diese Erscheinungen herbeiführen und eben kann man auch hier in den Epithellücken und unter dem noch bestehenden Epithel keine Leukocyten mehr zeigen. Wenn also unter diesen Umständen die Leukocyten nach der visceralen Seite hin in das Lymphgefäßsystem geraten, so ist es selbstverständlich, daß auch die sich in der Mundhöhle befindlichen Mikroorganismen mit verschleppt werden und in dieser Weise die Oberfläche des Organismus verlassen, um in das „Milieu intérieur“ zu geraten. Die weitere Ausbreitung der Mikroben auf dem Wege der Lymphbahnen kann dieselben nun durch den ganzen Organismus führen. Es würde zu weit führen, an dieser Stelle die verschiedenen anderen Faktoren zu besprechen, durch welche diese Einwanderung bedingt ist, nur sei hier noch erwähnt, daß sämtliche seröse Höhlen unseres Körpers, Pleuren, Perikard, Peritoneum, Arachnoidalraum mit den physiologischen Epitheldefekten der Tonsillen in direkter Verbindung stehen.

Die genannten serösen Höhlen sind nebst den Gelenkhöhlen mit einem einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet, in dem an bestimmten

Stellen, meist da, wo mehrere Zellen mit ihren Ecken aneinander stoßen, Lücken vorhanden sind, nach ihrem Entdecker: Stomata von von Recklinghausen genannt, die den Innenraum der serösen Höhlen und der Gelenke in direkte Verbindung mit den Lymphgefäßen der Umgebung setzen. In einer Arbeit: „Resorptionskraft der Pleura“ hat Grober nachgewiesen, daß die pulmonalen Ostien Lymphe in den Pleurasack entleeren, die die kostalen aufsaugen und auf bestimmten Wegen weiter befördern. — Wie schon hervorgehoben wurde, findet man unter normalen Umständen in der Mundhöhle und besonders in den Krypten der Tonsillen verschiedene pathogene Mikroorganismen. Sehr oft wurde festgestellt, daß bei irgend welcher Entzündung der serösen Höhlen oder eines der Gelenke sowohl an der Entzündungsstelle, als in den Krypten der Gaumenmandeln derselbe pathogene Mikroorganismus nachgewiesen werden konnte. Auch bei sog. Fütterungsversuchen hat man sehr oft gefunden, daß gerade durch die Epithellücken der Tonsillen oder der anderen drüsigen Gebilde die infizierenden Mikroorganismen in den Körper eindringen. Baumgarten und Orth fanden bei ihren Fütterungsversuchen mit Tuberkelbazillen sehr oft Tonsillärtuberkulose bei den Versuchstieren. Bei Einatmungsversuchen mit diesen Mikroben, besonders von Cornet angestellt, wurde eine nachfolgende Tuberkulose nicht konstatiert. Diese Resultate können sehr gut durch die anatomische Lagerung dieser Organe bei den benutzten Versuchstieren, Meerschweinchen und Kaninchen, erklärt werden. Die Tonsillen liegen hier mehr außerhalb der Kreuzung der Luft- und Speiseröhre, mehr rückwärts in den nach dem Ösophagus ausstrahlenden Schleimhautfalten. Wir sehen also, daß die Mikroorganismen unter gewissen Umständen in rein passiver Weise dem Körper einverleibt werden können. Dies ist besonders der Fall bei den den Waldeyer'schen Ring zusammensetzenden Organen. Ungefähr analoge Verhältnisse findet man bei den lymphatischen Apparaten des Darmes, bei den Peyer'schen Plaques. — Auch hier sind überall Lücken im Epithel vorhanden: auch hier findet man kryptenähnliche Gebilde, worin die Mikroorganismen sich entwickeln können, um bei Anwesenheit positiv chemotaktisch wirkender Stoffe im Blute den Körper zu infizieren. Ganz andere Verhältnisse findet man bei den Schleimhäuten, welche keine physiologischen Epitheldefekte und keinen nach der Peripherie gerichteten Leukocytenstrom zeigen. — Wie an dem Tierexperiment gezeigt wird, handelt es sich hier um eine aktive Einwanderung.

Schaltet man bei drei Kaninchen eine Darmschlinge aus, macht man also eine Tiers'sche Schlinge, so kann man an diesen Tieren den Einwanderungsvorgang pathogener Mikroorganismen studieren. Spritzt man in die vorher mittels physiologischer Kochsalzlösung tüchtig gereinigte isolierte Schlinge des ersten Tieres eine hochviru-

lente Kultur des *Diplococcus pneumoniae*, so kann man nach einigen Stunden die Diplokokken in den mesenterialen Blutgefäßen finden.

Mittels des zweiten Tieres kann man zeigen, daß diese Durchwanderung nicht vor sich geht, wenn man einer solchen Kultur eine geringe Menge Cyankalium hinzufügt. Mittels des dritten Tieres kann man zeigen, daß eine avirulente Kultur den Darm nicht passiert. Fügt man aber dieser Kultur das Filtrat einer virulenten Kultur zu, so kann man konstatieren, daß die Durchwanderung ebenso wie beim ersten Versuchstier vor sich geht.

Die aktive Einwanderung eines pathogenen Mikroorganismus wird hier also bedingt durch die Sekretion einer fermentähnlichen Substanz, deren Sekretion durch Hinzufügung geringer Quantitäten Cyankalium gelähmt wird.

Es sind besonders die proteolytischen Fermente, welche im Stoffwechsel der Tiere und der Pflanzen eine große Rolle spielen. Vauquelin und Robiquet fanden im Spargel Asparagin-, Schulze und Barbieri Glutaminsäure, welche sich als Abbauprodukte der Eiweißspaltung herausstellen: neben beiden genannten Verbindungen fanden Group-Besanez in gekeimten Wicken Leucin. Hansen konnte in Wicken kein Enzym zeigen: von Green wurde es im Samen von *Ricinus communis* nachgewiesen. Fermi und Buscaglioni entdeckten proteolytische Fermente in verschiedenen Pflanzenteilen. Auch das filtrierte Malzextrakt soll nach Fernbach und Hubert die dem Eiweiß verwandte Gelatine verflüssigen. Ein sehr bekanntes, auch von den Ärzten benutztes pflanzliches, proteolytisches Ferment stellt das Papayotin dar. Es wurde zuerst von Moncovo aus dem Stoff von *Carica papaya* dargestellt und ist dem Pankreasferment, dem Trypsin, sehr ähnlich. Später hat Wurtz es im Stamm und in den Blättern dieser Pflanze nachgewiesen. Nach Harlay wird es in Lösung bei 75° geschwächt und bei 82,5° zerstört. Eintrocknet verträgt es eine Temperatur von 100°. — Dieses Ferment ist nach den Untersuchungen von Wurtz imstande, Fibrin in neutraler Lösung zu verdauen und zur Lösung zu bringen. Bei der Verdauung durch Papayotin, später von Wurtz Papain genannt, entsteht zuerst ein Globulin, daß dann peptonisiert wird. Neben den Peptonen kann man Leucin und in geringerer Menge Tyrosin nachweisen. Therapeutisch hat man Papayotin zur Lösung diphtheritischer Membrane verwendet. Auch die fleischfressenden Pflanzen sezernieren ein proteolytisches Ferment. Hooker berichtete als erster über die eiweißverdauende Kraft von *Nepenthes*, schrieb diese aber hauptsächlich den anwesenden Mikroorganismen zu.

Später wurde dieses Ferment bei *Nepenthes* nachgewiesen von von Gomp-Besanez und von Hansen. Dubois schrieb ebenfalls die proteolytische Wirkung bei *Nepenthes* den Bakterien zu,

vernachlässigte aber, die Verdauung bei saurer Reaktion vor sich gehen zu lassen. Dieses Ferment wirkt nämlich nur in saurer Lösung. Nicht nur in Pilzen, sondern auch in Bakterien sind proteolytische Fermente nachgewiesen und bekanntlich beruht die Verflüssigung der Gelatine auf der Sekretion eines proteolytisch wirkenden Fermentes. — Diese Fermente wurden von Brunton und Macfadyen aus Mikroorganismenkulturen isoliert, wobei festgestellt wurde, daß die Fermente durch Säure unwirksam gemacht werden. Nach Fermi wirken die tryptischen Bakterienfermente nur eiweißlösend, nicht peptonisierend. Nach seinen Untersuchungen verhalten sich die Fermente der einzelnen Bakterien in fast jeder Beziehung höchst verschieden. Die der Vibrionen sind auch gegen höhere Temperaturen am widerstandsfähigsten.

Oppenheimer sondert in seiner außerordentlich kompletten Arbeit: „Die Fermente und ihre Wirkungen“ die proteolytischen Fermente in drei Hauptgruppen. Die eine Gruppe wirkt unter normalen Bedingungen weniger energisch auf das Eiweißmolekül ein: sie führen zur Bildung von Peptonen und Albumosen, Stoffen von bisher noch unbekannter Natur. Sie sind meist nur in schwach saurer Lösung wirksam. Der wichtigste Repräsentant dieser Gruppe ist das vom Magen der Wirbeltiere sezernierte Pepsin. Die Repräsentanten der zweiten Gruppe hingegen sind nur wirksam in neutraler oder schwach alkalischer Lösung; diese bauen das Eiweißmolekül, wie die starke Säure, in sehr energischer Weise ab. Die entstandenen Endprodukte sind relativ einfach gebaut und in ihrer chemischen Konstitution zum größten Teile bekannt. Zu dieser Gruppe gehören die meisten proteolytischen Fermente niederer Tiere und der Pilze. Der Hauptrepräsentant ist wohl das vom Pankreas sezernierte Trypsin. Die dritte Gruppe der eiweißspaltenden Fermente wird gebildet von den koagulierenden, zu denen bekanntlich das Labferment und das Fibrinferment gehören.

Vom praktischen Standpunkte wäre es nützlich, noch eine vierte Gruppe hinzuzufügen: die proteolytischen Leukocytenfermente. Die Leukocyten des Menschen und von einigen wenigen Tierarten produzieren ein proteolytisches Ferment, dessen Wirksamkeit man an Gelatine zeigen kann. — Wiewohl man mit Sicherheit weiß, daß das lebende Protoplasma ungemein resistent ist gegen die proteolytischen Fermente, ist es indessen sehr fraglich, ob diese Resistenz eine absolute ist.

Von Michaelis und Oppenheimer wurde nachgewiesen, daß auch genuine Eiweißkörper, wie das Serum, eine auffallend große Widerstandsfähigkeit gegen Trypsin zeigen. — Wenn man annehmen kann, daß die lebenden Gewebe bei der fortwährenden Einwirkung eines bestimmten Fermentes ein Antiferment bilden, so weiß man,

daß solches hier nicht der Fall sein kann. Sobald aber jene Eiweißkörper irgendwie verändert sind (kurze Pepsinverdauung, Säurewirkung), werden sie durch Trypsin weiter verdaut. — Die Fermente, welche bei der Infektion und Immunität des tierischen Körpers eine große Rolle spielen, sind also das Pepsin, das Trypsin und in einigen Fällen die Leukocytenfermente.

Schon im Jahre 1836 wurde von Schwann festgestellt, die Magenverdauung sei zurückzuführen auf ein Ferment und nicht, wie Eberle gelehrt hatte, auf Schleim. Es findet sich daher auch nicht auf allen Schleimhäuten, sondern ist ausschließlich ein Produkt der Magenschleimhaut.

Schon Ebstein und Grützner haben nachgewiesen, daß man mit Wahrscheinlichkeit annehmen kann, das Pepsin werde nicht als solches, sondern als eine labile Vorstufe, das Pepsinogen, sezerniert. Von Langley wurde gezeigt, daß das Zymogen tatsächlich existiert und in den Körnchen der Hauptzellen direkt sichtbar ist und daß die Magendrüsen während des Lebens kein Pepsin, sondern nur das Zymogen, das Propepsin, enthalten.

Von verdünnten Säuren. Einleiten von Kohlensäure, wird das Pepsinogen in das Pepsin übergeführt. — Pepsin wird durch eine 10prozentige Sodalösung zerstört, Pepsinogen hingegen nicht.

Pepsin findet sich im Magen fast aller Wirbeltiere. Fermi und Repetto haben die ganze Tierreihe nach proteolytischen Fermenten untersucht. Dazu wurde ein kleiner Teil der zu untersuchenden Substanz mit Karbolsäurelösung desinfiziert (um die Entwicklung verflüssigender Keime zu verhindern) und in dünner Schicht auf eine Glasscheibe mit erhärteter Karbolgelatine gebracht. Bei Säugetieren und Vögeln wurde die Gegenwart proteolytischer Fermente immer beobachtet. Im Pankreas und im Darme der Reptilien und der Amphibien, sowie in den pylorischen Anhängen und im Darme der Fische konnten diese Fermente ebenfalls nachgewiesen werden. Bei den alles fressenden, sowie bei den fleisch- und pflanzenfressenden Insekten ist das Enzym verbreiteter, als bei den meisten saugenden, bei denen es häufig fehlt. Bei parasitischen Würmern wurde immer ein negatives Resultat erzielt, was wahrscheinlich ihrer Ernährungsweise, welche die Enzyme nicht braucht, zuzuschreiben ist. Läßt man Tiere eine bestimmte Zeit fasten oder verhungern, so nimmt die Sekretion der proteolytischen Fermente bedeutend ab. Zur Erkennung des Pepsins gibt es nur die Prüfung seiner Wirksamkeit auf Eiweißkörper. Bei Einwirkung verdünnter Pepsinlösung in 0,1—0,2proz. Salzsäure auf Fibrin oder Hühnereiweiß konstatiert man Auflösung. Als Temperaturoptimum wird allgemein 40° angenommen, über 50° nimmt die Wirksamkeit rasch ab. — Es wirkt in allen Säuren, am besten in Oxalsäure und Salzsäure, am schlechtesten in Propion und Essigsäure.

Das Trypsin ist das proteolytische Ferment der Bauchspeicheldrüse und wird von dieser frei in das Darmlumen sezerniert. Neben dem Trypsin enthält das Pankreas noch das Steapsin und die Pankreasdiastase. Für das Trypsin und Steapsin ist bewiesen, daß dieselben wie das Pepsin in einem Zymogenzustand sezerniert werden. Das Trypsinogen wird nach den Untersuchungen Pawlow's im Darms aktiviert von einem durch die Darmzellen sezernierten Produkt, von Pawlow Enterokinase benannt. Pankreassaft, der in keine Berührung mit der Darmschleimhaut getreten ist, ist also inaktiv. Ein Tropfen des Extraktes der obersten Schichten der Darmschleimhaut genügt, um es wirksam zu machen.

Wie diese Aktivierung vor sich geht, weiß man nicht genau. Man kann sich denken, daß die Enterokinase das Trypsinogen angreift und es so modifiziert, daß es wirksam wird. Auch kann man sich denken, daß zwischen Trypsinogen und Enterokinase eine Bindung stattfindet und daß so das wirksame Trypsin entsteht. Allerdings spricht gegen diese Auffassung, daß es gelingt, mit wenig Enterokinase sehr viel Trypsinogen zu aktivieren.

Das Sekret der Darmschleimhaut enthält nicht beständig Enterokinase. Für die Sekretion ist die Anwesenheit, die Reizung durch das Trypsinogen unbedingt nötig.

Pawlow und Sawitz haben gezeigt, daß die bloße Einführung einer Kanüle in eine Darmfistel, also eine ganz einfache mechanische Reizung, eine Sekretion von Darmsaft hervorzurufen imstande ist. Dieser Saft enthält schon anfangs sehr wenig Enterokinase, welche im Laufe einiger Stunden ganz verschwindet. Die Einführung einer bestimmten Quantität Pankreassaft ruft sofort die Sekretion eines an Enterokinase sehr reichen Saftes hervor.

Auch die Sekretion des Pankreasfermentes geht nicht so ganz einfach vor sich. Zur Sekretion des Trypsinogens bedarf man an erster Stelle des Reizes, welcher von den Nahrungsmitteln ausgeübt wird. An einer Pankreasfistel kann man sich davon überzeugen, daß die Sekretion des Pankreassaftes beim Pflanzenfresser, bei dem die Verdauung fast eine fortwährende ist, ununterbrochen vor sich geht. Beim Fleischfresser kann man ohne weiteres einen Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme nachweisen.

Nicht nur von der Nahrungsaufnahme, sondern auch noch von anderen Faktoren ist die Sekretion des Trypsinogens abhängig. An einem Hunde mit einer Pankreasfistel studierte Pawlow folgendes: Aus der Pankreasfistel tropfen ohne weitere Vorgänge in der Minute einige wenige Tropfen Pankreassaft; diese Menge nimmt zu, wenn man eine 0,5 prozentige Salzsäurelösung in den Magen bringt. Bringt man statt dieser Lösung eine alkalische Flüssigkeit in den Magen, so hört die Sekretion fast ganz auf. Andere Säuren haben dieselbe

Wirkung, nur die Konzentration ist von Einfluß. Während 250 cem einer 0,5prozentigen Salzsäurelösung eine reichliche Sekretion hervorruft, nimmt diese Sekretion mit der Verdünnung ab. Eine 0,05prozentige Lösung ruft fast keine Sekretion mehr hervor.

Andere Reizmittel, wie z. B. Pfeffer, haben keinen Einfluß. Wird bei einem Tiere, daß sich inmitten der Verdauung befindet, der sauer reagierende Magensaft neutralisiert, so tritt eine Hemmung der Trypsinogensekretion ein.

Popielski hat nachgewiesen, daß die Salzsäure nur von der Darmschleimhaut aus ihre Wirkung ausübt: wenn der Zutritt zum Darne ausbleibt, tritt keine Pankreassekretion ein.

Daher ist auch eine Reizung der sekretorischen Zellen auf dem Blutwege sehr unwahrscheinlich. Das Trypsin nun kann seine Wirkung nur bei alkalischer oder sehr schwach saurer Reaktion entfalten. Die Regulation ist hier also sehr zweckmäßig. Eine große Menge saurer Magensaft ruft eine große Menge Pankreassaft hervor, welche alkalisch reagiert und den Magensaft insoweit neutralisieren kann, daß die Trypsinverdauung vor sich geht. Vor ein paar Jahren wurde von Bayliss und Starling festgestellt, daß man mittels Salzsäure aus der Darmschleimhaut einen Stoff extrahieren kann, welcher, in die Blutbahn gebracht, die Sekretion des Pankreassaftes steigert. Dieser Stoff wird von ihnen als Sekretin bezeichnet.

Dieses Sekretin ist wieder wie das Trypsinogen als eine Vorstufe, Prosekretin genannt, in der Darmschleimhaut anwesend und wird unter der Einwirkung der Säure in das Sekretin umgewandelt. Die Salzsäure gewinnt also eine ganz andere Bedeutung. In die Blutbahn aufgenommen kann sie die alkalische Reaktion des Blutes nicht so bedeutend herabsetzen, daß sie die Tätigkeit der Zellen der Bauchspeicheldrüse anregt. Durch die Untersuchungen von Bayliss und Starling wird gezeigt, daß die Salzsäure das Prosekretin in Sekretin umwandelt. Dieses gelangt mit großer Wahrscheinlichkeit zur Resorption in die Blutbahn und kann in dieser Weise die Tätigkeit der Pankreasdrüse beeinflussen. — Das Sekretin wurde noch nicht isoliert, ebensowenig wurde bis jetzt das Wesen der Wirkung der Salzsäure auf das Prosekretin aufgeklärt; beide jedoch bilden ein Glied der Sekretionskette und damit ist schon jetzt viel dunkles aufgeklärt. Besonders wichtig noch ist die Tatsache, daß sowohl die Sekretion des Magensaftes sowie die des Pankreassaftes stark vom Nervensystem beeinflusst wird. Sog. Scheinfütterungsversuche haben gelehrt, daß die Produktion des Magensaftes, ohne Berührung dieses Organs mit Nahrungsmitteln, schon 4—5 Minuten nach Beginn der Schleimfütterung einsetzt. Wiederholt man diesen Versuch bei einem Tiere mit einer Pankreasfistel, so kann man beobachten, daß hier die Sekretion des Pankreassaftes noch schneller, schon nach 2—3 Minuten,

also ganz unabhängig von der Einwirkung der Salzsäure auf das Prosekretin, vor sich geht. Die Pankreasdrüse, deren Sekretion also unter normalen Verhältnissen von der Sekretion des Magensaftes abhängig ist, kann also unter Umständen eine Selbständigkeit zeigen, so daß sie ohne Hilfe der Salzsäure ihre Tätigkeit vollbringen kann.

Die Fermentsekretion, wie wir diese auf den Schleimhäuten des Magendarmkanals vor sich gehen sehen, ist also ein höchst komplizierter Vorgang. Wenn wir nun weiter wissen, daß gerade die Fermente die vornehmsten Schutz Waffen gegen eine drohende Infektion darstellen, wenn wir weiter berücksichtigen, daß eine mehr oder weniger bedeutende Schädigung eines der Glieder, welche die Kette der Fermentsekretion zusammensetzen, eine Herabsetzung oder ein Verschwinden dieser Fermentsekretion zufolge haben kann, so wird es deutlich, daß die normale Immunität der Schleimhäute ohne Kenntnis der Faktoren, welche die Fermentsekretion bedingen, uns unverständlich sein würde.

In letzterer Zeit ist von mehreren Seiten, besonders von Müller und Jochmann, über ein proteolytisches Ferment der Leukocyten berichtet worden, das von den genannten Autoren zuerst im sterilisierten Sputum nachgewiesen wurde. Auch in sterilem Eiter, wobei irgend welche Mikrobenwirkung ausgeschlossen war, wurde ein derartiges Ferment gezeigt.

• Das Verfahren war folgendes: Verschiedenes Leukocyten enthaltendes Material wurde auf die glatte Oberfläche einer Löfflerplatte gebracht und während 24 Stunden in den auf 50° eingestellten Thermostaten gebracht. Konstant konnten auf dem Nährboden muldenförmige Einsenkungen gezeigt werden. Festgestellt wurde, daß den meisten Blutkörperchen des tuberkulösen Eiters keine, denen des Kokkeneiters eine starke proteolytische Wirkung zukam. In einer zweiten Versuchsreihe wurde festgestellt, daß nur den Leukocyten des Blutes des Menschen, des Hundes und der anthropoiden Affen ein eiweißzersetzendes Ferment zukommt. Dieses Ferment verdaut verschiedene Serumarten. Bei den verschiedenen anderen Tieren, wie beim Meerschweinchen und Kaninchen, konnte ein proteolytisches Ferment nicht nachgewiesen werden. Bekanntlich zeigt auch der Eiter dieser Tiere keine Neigung zur Lösung.

Schon im Jahre 1887 wurde von Weir Mitchel und Reichert festgestellt, daß das leicht diffusible Schlangengift nur dann vom Magen aus seine toxische Wirkung entfaltet, wenn der Magen leer ist, wenn also Salzsäure und Fermente nur in minimaler Quantität oder gar nicht anwesend sind. Von Gibier wurde später gezeigt, daß auch die Antitoxine im Tractus intestinalis vernichtet werden. Die bei subkutaner Einverleibung tausendfach schützenden Dosen des Tetanus- oder Diphtherieantitoxins schützen, ins Rectum injiziert,

nicht gegen die einfach tödliche Dosis. Von Ransom wurde weiter festgestellt, daß Meerschweinchen die 300 000fach tödliche Minimaldosis des Tetanusgiftes bei Injektion in den Magen und etwa die halbe Dosis bei Injektion in das Rectum ohne Schaden vertragen.

Der Grund dieser Erscheinungen wurde anfangs in dem sauren Magensaft gesucht, besonders auch, weil Ransom bei seinen Versuchen in der Magen- und Darmwand keine Substanz zeigen konnte, welche giftbindende Eigenschaften besitzt. Eine sehr exakte Arbeit über die Entgiftung der Toxine im Verdauungstractus durch die Säfte erschien im Jahre 1898 von Nencki, Sieber und Frau Schoumow-Simanowski. Von diesen Untersuchern wurde (wie im vorigen Jahre auch von Teissier und Guinard) gezeigt, daß die 100 bis 1000fach tödliche Dosis bei Einverleibung in der Leber vom Darmtractus aus völlig unwirksam war. Lasnicque meinte nämlich bei der Nachprüfung der Versuche von Teissier und Guinard, der Leber eine giftzerstörende Wirkung zuschreiben zu müssen.

Bei Schädigung des Darmes kann man die Vergiftung auch vom Tractus intestinalis aus herbeiführen, wie von Charrin und Cassin gezeigt wurde. Ebenso werden die Gifte zwischen zwei Ligaturen weniger geschädigt. Die Versuche von Ransom, daß die Gifte größtenteils unverändert mit dem Kote entleert werden sollten, konnten von anderen Forschern nicht bestätigt werden. Bei stomachaler Einverleibung erscheinen die Fäces giftfrei. Von Nencki, Sieber und Schoumow-Simanowski wurde einem Kaninchen, nachdem diesem vorher die Blase mit einem Katheder entleert wurde, die 100fach tödliche Dosis Diphtheriegift im Magen injiziert. Nach 6 Stunden zeigte sich der per Katheter entnommene Harn als völlig giftfrei. Der in den ersten 24 Stunden gelassene Kot wurde mit Wasser verrieben und durch ein Tuch filtriert. Injizierte Meerschweinchen starben jedoch, ohne die für Diphtherie charakteristischen Symptome zu zeigen. Wurde der mazerierte Kot durch Chamberlandkerzen filtriert, so blieben Meerschweinchen, denen man große Dosen dieses Filtrates einverleibt hatte, ganz gesund. — Nimmt man die Dosis verschiedener Bakteriengifte, wie Ransom getan hat (300 000fach die tödliche Dosis des Tetanusgiftes) außerordentlich groß, so kann unter Umständen die Darmschleimhaut geschädigt werden und eine genügende Aktivierung des Trypsinogens durch die Enterokinase ausbleiben. Mitunter können sich Diarrhöen einstellen und so ein Teil der Giftlösung hinausbefördert werden. Allerdings konnten die drei oben genannten Autoren bei Einverleibung einer 100 000fach tödlichen Dosis des Tetanusgiftes dieses Gift weder in den Darmentleerungen noch im Harn zeigen. Bei ihren weiteren Versuchen verfahren Nencki, Sieber und Schoumow-Simanowski

folgenderweise: Bei gesunden eben vorher getöteten Kaninchen wurde der Magen, der Dünndarm und der Dickdarm auspräpariert, jeder für sich mit physiologischer Kochsalzlösung ausgewaschen und mit sterilem Sand zerrieben. Die Emulsionen wurden durch Chamberlandkerzen filtriert und die jetzt sterilen Filtrate mit bestimmten Mengen Toxin gemischt. Sowohl Magen als Dünndarm und Dickdarm zeigen bei diesen Versuchen eine nicht konstante aber deutlich entgiftende Wirkung. Am wirksamsten erwies sich der Dünndarm, am wenigsten der Magen. Es wurde weiter gezeigt, daß die Inkonzanz der Wirkung allem Anschein nach von der mehr oder weniger vollkommenen Entfernung der entgiftenden Substanz beim Waschen der Schleimhaut abhängt. Dann wurde weiter festgestellt, daß Schleim, die Extrakte verschiedener Organe, wie der Speichel der verschiedenen Speicheldrüsen keine giftneutralisierende Wirkung ausüben. Sodann wurden Versuche angestellt, um zu bestimmen, inwieweit die Fermente, besonders das Pankreasferment, das die verschiedenen Eiweißstoffe verdaut, imstande ist, auch die Toxine zu destruieren. Bekanntlich ändert sich die Zusammensetzung des Pankreassaftes bei verschiedenen Fütterungsversuchen. Bei Milchfütterung wird hauptsächlich Trypsin, selbstverständlich als Trypsinogen, sezerniert.

Man bekommt das Trypsin am bequemsten von Hunden, bei denen man nach der Pawlow'schen Methode eine Pankreasfistel angelegt hat, mittels Milchfütterung. Der Pankreassaft, wie er aus der Fistel gesammelt wird, ist nie bakterienfrei und muß also erst durch Chamberlandkerzen filtriert werden, wobei ungefähr ein Drittel des Enzyms zurückgehalten wird. — Bei den vorgenommenen Versuchen erwies sich, daß 1 ccm Diphtheriegift, wovon 0,2 ccm einen gesunden Hund innerhalb 6 Tagen tötet, gemischt mit 2 ccm Pankreassaft für Hunde, welche bekanntlich gegen Diphtheriegift besonders empfindlich sind, vollkommen unschädlich ist. Der Pankreassaft hat eine destruierende, nicht eine in irgend welcher Weise immunisierende Wirkung. Wird bei einem Versuchstier der Pankreassaft und das Toxin an verschiedenen Körperstellen einverleibt, so unterliegt das Tier der Infektion.

Die Destruierung des Giftes geht bei Bruttemperatur (38°) viel schneller vor sich wie bei Zimmertemperatur. Ebenso zerstört steriler Magensaft die Toxine, wie von oben genannten drei Forschern an dem Diphtherietoxin nachgewiesen wurde, jedoch in bedeutend geringerem Grade.

Sind einmal, wie wir im vorhergehenden beschrieben haben, die Verteidigungsmittel, besonders auf den Schleimhäuten, ungenügend geworden, dann können die infizierenden Mikroorganismen in das Innere des gefährdeten Körpers eindringen und tritt also der Kampf ums Dasein in eine ganz andere Phase. Die sezernierten Toxine

können eine derartige Zerstörung in den lebenswichtigen Organen hervorrufen, daß der sich ungenügend verteidigende Organismus zugrunde geht oder die Verteidigungsmittel des Organismus reichen aus und führen schließlich den Sieg herbei. Allererst werden die giftneutralisierenden Stoffe, die Antitoxine, produziert, daneben entstehen andere auf die Mikroorganismen selbst einwirkende Immunstoffe, welche als Bakteriolyse und Agglutinine beschrieben sind. Die Kenntnis dieser Stoffe ist neben der Kenntnis der Morphologie und der Kultureigenschaften der Mikroorganismen berufen, die Lehre von der Spezifität zu begründen, welche auch noch heutzutage den mächtigsten Grundstein des Gebäudes der Bakteriologie darstellt.

Zusammenfassende Arbeiten über die Immunitätslehre.

- Aschoff*, Ehrlich's Seitenkettentheorie und ihre Anwendung auf die künstlichen Immunisierungsprozesse. 1902.
Deutsch und *Feistmantel*, Die Impfstoffe und Sera. Grundriß der ätiologischen Prophylaxe und Therapie der Infektionskrankheiten. 1903.
Dieudonné, Schutzimpfung und Serumtherapie. 1903.
Dungern, von, Die Antikörper. 1903.
Ehrlich, Gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung aus dem Institut für experimentelle Therapie in Frankfurt a. M. 1904.
Jacoby, Martin, Immunität und Disposition und ihre experimentellen Grundlagen. 1906.
Kolle und Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. Bd. IV.
Levaditi, Antitoxische Prozesse.
Metschnikoff, L'Immunité dans les maladies infectieuses 1901. Siehe auch *Kolle und Wassermann*, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. Bd. IV.
Oppenheimer, Toxine und Antitoxine.
Wassermann, Hämolyse, Cytotoxine und Präzipitine. Volkmann's Sammlung klinischer Vorträge. 1901.

Literaturverzeichnis.

- Behring, von*, Über die Ursache der Immunität von Ratten gegen Milzbrand. Zeitschrift für klinische Medizin. 1888.
Bordet, Annales de l'Institut Pasteur, Bd. VII.
Buchner, Münchener medizinische Wochenschrift. 1900.
Danzs, Annales de l'Institut Pasteur, Bd. XIV.
Ehrlich, Gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung.
Ehrlich und *Lazarus*, Nothnagel's spezielle Pathologie und Therapie, Bd. VIII.

- Gengou*, Über die natürliche Immunität der einzelligen Organismen gegen die Toxine. Annales de l'Institut Pasteur, Bd. XII.
- Kosiakoff*, Über die Gewöhnung an Antiseptica. Annales de l'Institut Pasteur, Bd. I.
- Langhans*, Virchow's Archiv. Bd. XLIX.
- Laurent*, Annales de l'Institut Pasteur, Bd. XIII.
- Metschnikoff*, L'Immunité dans les maladies infectieuses. 1901.
- Morgenroth*, Ehrlich's gesammelte Arbeiten zur Immunitätsforschung.
- Nowakowski*, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. II. Cöln 1876.
- Opitz*, Zeitschrift für Hygiene, Bd. XXIX.
- Pfeffer*, Untersuchungen aus dem botanischen Institut in Tübingen. 1884.
- Rysselberghe, van*, Osmotische Reaktion der Pflanzenzellen. Memoires couronnés de l'Academie royale de Belgique. Bruxelles 1899.
- Salomonsen*, Comptes rendus du Congrès international de Medecine. Paris 1900.
- Sawtschenko*, Annales de l'Institut Pasteur, Bd. XI.
- Tarasewitsch*, siehe *Metschnikoff*, L'Immunité dans les maladies infectieuses.

Toxine — Antitoxine — Fermente.

- Abderhalden*, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 1905.
- Arrhenius* und *Madsen*, Anwendung der physikalischen Chemie auf das Studium der Toxine und Antitoxine. Zeitschr. f. physik. Chemie. 1903.
- Behring, von*, Die Blutserumtherapie. 1892.
- , Die Diphtherie. 1901.
- , Über Tetanusgiftmodifikationen. Fortschr. d. Med. 1899.
- , und *Wernicke*, Über Immunisierung und Heilung von Versuchstieren. Zeitschrift f. Hygiene, Bd. XII.
- , und *Knorr*, Über den Immunisierungswert des Tetanusheilserums. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. XIII.
- , und *Kitasato*, Deutsche med. Wochenschr. 1890.
- Biondi*, Beiträge zur Lehre der fermentativen Prozesse in den Organen. Virchow's Archiv. 1896.
- , Les leucocytes et les propriétés actives du sérum chez les vaccinés. Ann. Pasteur. 1895.
- Bordet*, Sur le mode de l'action des antitoxines sur les toxines. Ann. Pasteur. 1903.
- Brieger* und *Fränkel*, Über Bakteriengifte. Berl. klin. Wochenschr. 1890.
- Brieger*, Weitere Erfahrungen über Bakteriengifte. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. XIX.
- Buchner*, Die Bedeutung der aktiven löslichen Zellprodukte. Münch. med. Wochenschrift. 1897.
- , Zur Kenntnis der Alexine sowie der spezifisch-baktericiden und spezifisch-hämolytischen Wirkungen. Münch. med. Wochenschr. 1900.
- Calcar, van*, Über die Konstitution des Diphtheriegiftes. Berl. klin. Wochenschr. 1904 u. 1905.
- Calmette*, Propriétés du sérum des animaux immunisés contre le venin des serpents. Comptes rendus de l'Acad. 1894.
- , Sur la toxicité du sang de cobra. Soc. de Biol. 1894.
- , Sur le venin des serpents. Ann. Pasteur. 1897.
- Charrin* et *Lefèvre*, Action de la pepsine sur la toxine diphth. Semaine med. 1897.
- et *Levaditi*, Action du pancréas sur la toxine diphth. Soc. de Biol. 1899.

- Cobbett*, Der Einfluß der Filtration auf das Diphtherieantitoxin. *Centralbl. f. Bakt.* 1898.
- Courmont et Doyon*, Le Tétanos. Paris.
- Delezenne*, Über Enterokynase. *Soc. de Biol.* 1903.
- Diendonné*, Über Diphtheriegift-neutralisierende Wirkung der Serumglobuline. *Arb. Kais. Ges. Amt.* 1897.
- Dönitz*, Über das Tetanusantitoxin. *Deutsche med. Wochenschr.* 1897.
- Duclaux*, *Traité de Microbiologie*, Bd. III.
- Ehrlich*, Experimentelle Untersuchungen über Immunität. *Deutsche med. Wochenschrift.* 1897.
- , Toxin und Antitoxin. *Münch. med. Wochenschr.* 1903.
- , Über die Giftkomponenten des Diphtherietoxins. *Berl. klin. Wochenschr.* 1903.
- , Zur Kenntnis der Antitoxine. *Fortschr. der Med.* 1897.
- , Zur Kenntnis der Antitoxinwirkung. *Fortschr. d. Med.* 1897.
- Fermi*, L'Action des zymases protéolytiques sur la cellule vivante. *Arch. Ital. de Biol.* 1895.
- , Weitere Untersuchungen über die tryptischen Enzyme der Mikroorganismen. *Arch. f. Hygiene*, Bd. XIV.
- und *Bussagliani*, Die proteolytischen Enzyme im Pflanzenreich. *Centralbl. f. Bakt.* 1899.
- und *Ripetto*, Beitrag zur Verbreitung der proteolytischen Fermente im Tierreich. *Centralbl. f. Bakt.* 1902.
- Fernbach und Hubert*, De l'influence des phosphates sur la diastase protéolytique du Maltase. *Comptes rendus.* 1901.
- Foa und Carbone*, Sulla immunità verso il diplococco pneumonico. *Gazz. med. di Torino* 1891.
- Hansen*, Untersuchungen aus der Praxis der Gärungsindustrie. 1895.
- Harley*, Bemerkungen bezüglich der Einwirkung der Wärme auf Papain. *Journ. Pharm. Chim.*, Bd. XI.
- Kartulis*, Untersuchungen über das Tetanustoxin im Körper. *Diss. Berlin.* 1892.
- Knorr*, Das Tetanustoxin und seine Beziehung zum tierischen Organismus. *Münch. med. Wochenschr.* 1898.
- Madsen*, Über Heilversuche im Reagenzglas. *Zeitschr. f. Hygiene*, Bd. 37.
- , Über Immunisierung mit den Toxinen des Diphtheriegiftes. *Zeitschr. f. Hygiene.* Bd. 37.
- Martin und Cherry*, The nature of the antagonism between toxins and antitoxins. *Proc. Roy. Soc.* 1898.
- Marx*, Die Tetanustoxin neutralisierende Wirkung des Gehirns. *Zeitschr. f. Hygiene* 1902.
- Mesnil*, Digestion chez les actinies. *Ann. Pasteur.* 1901.
- Metschnikoff*, Influence de l'organisme sur les toxines. *Ann. Pasteur* 1897 et 98.
- Michaelis und Oppenheimer*, Über Immunität gegen Eiweißkörper. *Engelmann's Arch. f. Physiol.* 1902.
- Moncovo*, Papain. *Journal de Therapie*, Bd. VII.
- Morgenroth*, Über den Tetanus des Frosches. *Arch. intern. d. Pharmacodyn.* 1900.
- Müller und Jochmann*, Proteolytische Leukocytenfermente. *Münch. med. Wochenschrift.* 1906.
- Neisser und Wechsberg*, Über die Wirkungsart baktericider Sera. *Münch. med. Wochenschr.* 1901.
- Nencki und Schoumow-Simanowski*, Über die Entgiftung der Toxine durch die Verdauungssäfte. *Centralbl. f. Bakt.*, Bd. 23.
- Oppenheimer*, Die Fermente und ihre Wirkungen. *Leipzig* 1903.
- , Toxine und Antitoxine. *Jena* 1904.

- Oppenheimer*, Zur Theorie der Fermentprozesse. Münch. med. Wochenschr. 1901.
- Pawlow*, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. (Übers. Walter.) 1898.
- Pfeiffer*, Ein neues Grundgesetz der Immunität. Deutsche med. Wochenschr. 1896.
- , Über die spezifischen Antikörper der Cholera. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 20.
- und *Kolle*, Über die spezifische Reaktion der Typhusbazillen. Zeitschrift f. Hygiene, Bd. 21.
- und *Wassermann*, Untersuchungen über das Wesen der Choleraimmunität. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 14.
- Popielski*, Über den Charakter und Funktion des Pankreas. Centralbl. f. Physiol. 1902.
- Ransom*, Das Schicksal des Tetanusgiftes nach seiner intestinalen Einverleibung. Deutsche med. Wochenschr. 1898.
- Roux et Borel*, Tétanos cerebral. Ann. Pasteur. 1898.
- et *Vaillard*, Contribution à l'Étude de la diphthérie. Ann. Pasteur. 1893.
- et *Yersin*, Contribution à l'étude de la diphthérie. Ann. Pasteur. 1889.
- Sanarelli*, Défense de l'organisme contre les microbes. Ann. Pasteur. 1892.
- Vaillard*, Sur l'immunité contre le tétanos. Soc. de Biol. 1891.

Agglutination.

- Arloing*, Agglutination du bacille de la tuberculose vraie. Congr. de med. int. Montpellier. 1898.
- , Du diagnostic de la tuberculose par la sero-agglutination. Congr. Paris. 1900.
- et *Courmont*, De l'agglutination du bacille de Koch; agglutination du sero-diagnostic de la tuberculose. Zeitschr. f. Tuberkulose. 1900.
- —, Sur la séroration tuberculeuse. Journal de Physiol. et de Path. générale. 1900.
- —, Über den Wert der Serumreaktion für die frühzeitige Diagnose der Tuberkulose. Deutsche med. Wochenschr. 1900.
- Beck und Rabinowitsch*, Über den Wert der Courmont'schen Serumreaktion für die Frühdiagnose der Tuberkulose. Deutsche med. Wochenschr. 1900.
- —, Über die Spezifität der Serodiagnostik der Tuberkulose. Centralbl. f. Bakt. 1903.
- —, Weitere Untersuchungen über den Wert der Arloing-Courmont'schen Serumreaktion bei Tuberkulose, speziell bei Rindertuberkulose. Deutsche med. Wochenschr. 1901.
- Bordet*, Mécanisme de l'agglutination. Ann. Pasteur. 1899.
- Carrière*, Le sérodiagnostic de la tuberculose. Comptes rendus Soc. de Biol. 1901.
- Castellani*, Agglutination bei gemischter Infektion und Diagnose der letzteren. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 40.
- Courmont*, Courbes agglutinales chez les typhiques. Revue de med. 1900.
- , Du séro-diagnostic de la fièvre typhoïde. Soc. de Biol. 1896.
- , L'Agglutination du bacille de Koch par les épanchements tuberculeux. Comptes rendus Soc. de Biol. 1900.
- , Sérodiagnostic des épanchements tuberculeux des séreuses. Congrès de la tuberculose. Paris 1898.
- Dungern, von*, Die Antikörperbildung. Festschr. f. Koch. 1904.
- Eisenberg und Keller*, Über die Spezifität der Serodiagnostik der Tuberkulose. Centralbl. f. Bakt. 1903.

- Eisenberg* und *Volk*, Untersuchungen über die Agglutination. Zeitschrift für Hygiene, Bd. 46.
- Emmerich* und *Löw*, Bakteriolytische Enzyme als Ursachen der erworbenen Immunität. Zeitschr. f. Hygiene. 1899.
- Fränkel*, Über den Wert der Widal'schen Probe zur Erkennung des Typhus abdominalis. Deutsche med. Wochenschr. 1897.
- , Untersuchungen über die Serumdiagnose nach dem Verfahren von Arloing und Courmont. Hyg. Rundschau. 1900.
- und *Otto*, Experimentelle Beiträge zur Lehre von der Agglutinationswirkung des Typhusserum.
- Gruber*, *M.*, Zur Theorie der Agglutination. Münch. med. Wochenschr. 1899.
- und *Durham*, Theorie der aktiven und passiven Immunität gegen Cholera, Typhus und verwandte Krankheitsprozesse. Münch. med. Wochenschr. 1896.
- Grünbaum*, Blood and the identification of bacterial species. Science progress. 1897.
- Jørgensen* und *Madsen*, The fate of typhoid and cholera agglutinin during active and passive immunisation by Salomonsen. Kopenhagen 1902.
- Kolle* und *Gotschlich*, Untersuchungen über die bakteriolytische Choleradiagnostik. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 44.
- Kraus*, Über Ausscheidung von Antikörpern in der Milch. Wien. klin. Wochenschr. 1896.
- und *Joachim*, Zur Frage der passiven Immunisierung. Wien. klin. Wochenschrift. 1903.
- Landsteiner*, Zur Kenntnis der spezifisch auf Blutserum wirkenden Sera. Centralbl. f. Bakt. 1899.
- Metschnikoff*, L'Immunité dans les maladies infectieuses. 1901.
- Möller* und *Kaiserling*, Über die diagnostische und therapeutische Verwendung der Tuberkulins. Zeitschr. f. Tuberkulose. 1902.
- Müller*, Zur Theorie der antibakteriellen Immunität. Centralbl. f. Bakt., Bd. 34.
- Neufeld*, Über die Agglutination der Pneumokokken. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 40.
- Paltauf*, *R.*, Die Agglutination. In Kolle und Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen.
- Pfaundler*, Über Gruppenagglutination und über das Verhalten des Bacterium coli bei Typhus. Münch. med. Wochenschr. 1899.
- , Zur Serodiagnostik im Kindesalter. Jahrb. f. Kinderheilkunde, Bd. 50.
- Pfeiffer*, *R.*, Kritische Bemerkungen zu Gruber's Theorie der aktiven und passiven Immunität gegen Cholera, Typhus und verwandte Krankheitsprozesse. Deutsche med. Wochenschr. 1896.
- Pfeiffer* und *Kolle*, Experimentelle Untersuchungen zur Frage der Schutzimpfung des Menschen gegen Typhus abdominalis. Deutsche med. Wochenschr. 1896.
- —, Weitere Untersuchungen über die spezifische Immunitätsreaktion der Cholera-vibrien im Tierkörper und Reagenzglase. Centralbl. f. Bakt. 1896.
- und *Vagedes*, Beitrag zur Differentialdiagnose der Cholera-vibrien mit Hilfe des spezifischen Choleraantikörpers. Centralbl. f. Bakt. 1896.
- Rehns*, L'Agglutinabilité du bac. typhique: mesure de son pouvoir agglutinogène. Soc. de Biol. 1901.
- Rodet*, Sur l'agglutinine des sérums normaux. Soc. de Biol. 1903.
- Ruitinga*, Over agglutinatie van tuberkelbacillen ter herkenning van tuberculose. Diss. Amsterdam 1901.
- Rumpf* und *Guinard*, Über die Agglutination der Tuberkulosebazillen und die Verwendung dieser Agglutination. Deutsche med. Wochenschr. 1902.
- Sawtschenko*, Contribution à l'étude de l'immunité. Ann. Pasteur. 1897.
- Vincent*, Sur les aptitudes pathogènes des microbes saprophytes. Ann. Pasteur. 1898.

- Widal, J.*, Sur les propriétés agglutinantes et bactéricides du sérum des convalescents de fièvre typhoïde. Semaine médicale. 1896.
Widal und Lécarré, La mensuration du pouvoir agglutinant chez les typhiques. Soc. de Biol. 1897.
Wladimiroff, Über Agglutination bakterienfreier Filtrate von Rotzkulturen. Petersb. med. Wochenschr. 1900.

Präzipitation.

- Brieger und Schütze*, Über die Darstellung einer spezifisch wirkenden Substanz aus Typhusbazillen. Deutsche med. Wochenschr. 1902.
Deutsch, Die forensische Serundiagnose des Blutes. Centralbl. f. Bakt. 1901.
Eisenberg, Beitrag zur Kenntnis der spezifischen Präzipitationsvorgänge. Bullet. ac. de Soc. biol. 1902.
 —. Untersuchungen über spezifische Präzipitationsvorgänge. Centralbl. f. Bakt. 1902.
Ficker, Über ein Typhusdiagnosticum. Berl. klin. Wochenschr. 1903.
Hamburger, Zur Frage der Immunisierung gegen Eiweiß. Wien. klin. Wochenschrift. 1902.
 — und *Moro*, Über die biologischen Veränderungen des menschlichen Blutes nach der Seruminjektion. Wien. klin. Wochenschr. 1903.
Hauser, Über einige Erfahrungen bei Anwendung der serodiagnostischen Methode für gerichtliche Blutuntersuchungen. Münch. med. Wochenschr. 1904.
Kraus, R., Über spezifische Niederschläge. Kolle und Wassermann's Handbuch der pathogenen Mikroorganismen.
Kraus und Eisenberg, Über die Immunisierung mit Immunsubstanzen. Centralbl. f. Bakt. 1902.
Leblanc, Contribution à l'étude de l'immunité acquise. La Cellule. 1901.
Michaelis, Untersuchungen über Eiweißpräzipitine. Centralbl. f. Bakt., Bd. 32.
Moll, Über Blutveränderungen nach Eiweißinjektionen. Hofm. Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 1903.
 —. Über künstliche Umwandlung von Albumin in Globulin. Hofm. Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. 1903.
Neisser und Sachs, Berl. klin. Wochenschr. 1906.
Nuttall, Progressus report upon the biological test for blood. Brit. med. Journal. 1902.
Paltai, Über Agglutination und Präzipitation. Deutsche med. Wochenschr. 1903.
Piorkowski, Die spezifischen Sera. Centralbl. f. Bakt. 1902.
Schur, H., Über die praktische Verwertbarkeit der spezifischen Präzipitation. Centralbl. f. Bakt. 1902.
Schütze, Über die Unterscheidung von Menschen- und Tierknochen. Deutsche med. Wochenschr. 1903.
 —. Über ein biologisches Verfahren zur Differenzierung der Eiweißstoffe verschiedener Milcharten. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 36.
 —. Über weitere Anwendung der Präzipitine. Deutsche med. Wochenschr. 1902.
Tchistowitch, Etudes sur l'immunisation contre le sérum d'anguille. Ann. Pasteur. 1899.
Uhlenhut, Die historische Entwicklung meines forensischen Verfahrens zum Nachweis von Blut und Fleisch mit Hilfe spezifischer Sera. Berliner tierärztl. Wochenschr. 1903.

- Uhlenhut*, Eine Methode zur Unterscheidung der verschiedenen Blutarten, insbesondere zum differentialdiagnostischen Nachweis des Menschenblutes. Deutsche med. Wochenschr. 1901.
- , Zur Lehre von der Unterscheidung verschiedener Eiweißarten mit Hilfe spezifischer Sera. Festschr. f. Koch. 1904.
- , Weitere Mitteilungen über meine Methode zum Nachweis von Menschenblut. Deutsche med. Wochenschr. 1902.
- Wassermann*, Über Agglutinine und Präzipitine. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 42.
- und *Schütze*, Über die Spezifität der Eiweiß präzipitierenden Sera und deren Wertbemessung für die Praxis. Deutsche med. Wochenschr. 1903.
- , Über eine neue forensische Methode zur Untersuchung von Menschen- und Tierblut. Berl. klin. Wochenschr. 1901.

Hämolsine — Bakteriolsine — Hämoagglutinine — Cytolsine.

- Besredka*, Les Antihémolysines naturelles. Ann. Pasteur.
- Bordet*, Sur le mode d'action des sérums cytolitiques. Ann. Pasteur. 1901.
- Buchner*, Sind die Alexine einfacher oder komplexer Natur? Berl. klin. Wochenschrift. 1891.
- Calmette*, Sur l'action hémolitique du venin de cobra. Comptes rendus de l'Acad. 1902.
- Dungern, von*, Beiträge zur Immunitätslehre I. Münch. med. Wochenschr. 1900.
- , Beiträge zur Immunitätslehre II. Münch. med. Wochenschr. 1900.
- Ehrlich*, Die Schutzstoffe des Blutes. Deutsche med. Wochenschr. 1901.
- , Die Wertbestimmung des Diphtherieheilserums und ihre theoretischen Grundlagen. Klin. Jahrb. 1897.
- , Schlußbetrachtungen. Nothnagel's spez. Pathologie u. Therapie. Bd. VIII. 1901.
- , Über die Beziehung von chemischer Konstitution, Verteilung und pharmakologischer Wirkung. von Leyden, Festschrift, Bd. I. Berlin 1901.
- und *Morgenroth*, Über Hämolsine. Zweite Mitteilung. Berl. klin. Wochenschrift. 1899.
- , Über Hämolsine. Dritte Mitteilung. Berl. klin. Wochenschr. 1900.
- , Über Hämolsine. Vierte Mitteilung. Berl. klin. Wochenschr. 1900.
- , Über Hämolsine. Fünfte Mitteilung. Berl. klin. Wochenschr. 1901.
- , Über Hämolsine. Sechste Mitteilung. Berl. klin. Wochenschr. 1901.
- , Zur Theorie der Lysinwirkung. Berl. klin. Wochenschr. 1899.
- Metschnikoff*, Immunität. Handbuch der Hygiene, herausgeg. von Weyl. 1897.
- Morgenroth*, Methodik der Hämolysinuntersuchung in Ehrlich's gesamm. Arbeiten zur Immunitätsforschung.
- Neisser*, Die Methodik des baktericiden Reagenzglasversuches in Ehrlich's gesamm. Arbeiten zur Immunitätsforschung.
- und *Wechsberg*, Über die Wirkungsart baktericider Sera. Münchner med. Wochenschr. 1901.
- Pfeiffer*, Über die spezifische Immunitätsreaktion der Typhusbazillen. Deutsche med. Wochenschr. 1894.
- und *Kolle*, Weitere Untersuchungen über die spezifische Immunitätsreaktion der Cholera vibriionen im Tierkörper und im Reagenzglase. Centralbl. f. Bakt. 1896.
- und *Wassermann*, Untersuchungen über das Wesen der Choleraimmunität. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. 14.

- Rehns*, L'Immunité active et les toxines diphthériques surcompensées. Comptes rendus Soc. de Biol. 1901.
Ribbert, Der Untergang pathogener Schimmelpilze im Körper. Bonn 1887.
Sachs, Die Hämolsine. Ergebnisse von Lubarsch und Ostertag. 1902.

Spezifizität und Verwandtschaft der Infektionserreger, besonders des Tuberkelbacillus.

- Auché et Hobbs*, Etat de la virulence de la tuberculose humaine après son passage sur la grenouille. Compt. rend. Soc. de Biol. 1898.
 — —, De la non-transformation en tuberculose pisciaire de la tuberculose humaine inoculée à la grenouille. Compt. rend. Soc. de Biol. 1899.
Beck, Zur Frage der säurefesten Bazillen: Bacillus tuberculoides I, Bacillus tuberculoides II. Tuberkulosearbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte. 1905.
Behring, E. von, Gesammelte Abhandlungen.
Boström, Über die Aktinomykose des Menschen.
Coppen-Jones, A., Über einen neuen bei Tuberkulose häufigen Fadenpilz. Centralblatt f. Bakt. 1891.
 —, Über die Morphologie und systematische Stellung des Tuberkelpilzes und über die Kolbenbildung bei Aktinomykose und Tuberkulose. Centralbl. f. Bakt. 1895.
 —, Über die Morphologie und systematische Stellung des Tuberkelpilzes und die Kolbenbildung bei Aktinomykosis und Tuberkulose. Zweite Mitteilung. Centralbl. f. Bakt. 1895.
Cornet, Die Tuberkulose. Wien 1901.
 — und *Meyer*, Tuberkulose. In Kolle und Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen.
Dubard, Des modifications de la tuberculose et de son adaption à la série animale. Congrès pour l'étude de la tuberculose. 1898.
Eppinger, Über eine neue pathogene Cladothrix. Ziegler's Beiträge. 1890.
Ernst, Monatshefte für praktische Tierheilkunde, Bd. 11.
Friedmann, Spontane Lungentuberkulose bei Schildkröten und die Stellung des Tuberkelbacillus im System. Zeitschr. f. Tuberkulose u. Heilstättenwesen. 1903.
 —, Immunisierung gegen Tuberkulose. Deutsche med. Wochenschr. 1903.
Gruber, Zungenaktinomykose bei einem Pferde. Deutsche tierärztliche Wochenschrift. 1895.
Herzog, Die Tuberkulose im Kaltblüterorganismus. Centralbl. f. Bakt. 1902.
Israel, Neue Beiträge zu den mykotischen Erkrankungen des Menschen. Virchow's Archiv. 1879.
 —, Klinische Beiträge zur Kenntnis der Aktinomykose des Menschen. Berlin 1885.
Jensen, Zur Kenntnis der Aktinomykose. Monatshefte f. prakt. Tierheilkunde. 1893.
Kayserling, Die Pseudotuberkelbazillen. Zeitschr. f. Tuberkulose u. Heilstättenwesen. 1902.
Kolle, Spezifizität der Infektionserreger. In Kolle und Wassermann, Lehrbuch der pathogenen Mikroorganismen.
Lubarsch, Zur Kenntnis der Strahlenpilze. Zeitschr. f. Hygiene. 1899.
 —, Über das Verhalten der Tuberkelpilze im Froschkörper. Centralbl. f. Bakt. 1900.
Lominsky, Baumgarten's Jahresbericht. 1890.

- Maifucci, Angelo*, Die Hühnertuberkulose. Zeitschr. f. Hygiene, Bd. XI.
- Meyer*, Beiträge zur Aktinomykose des Menschen. Prager med. Wochenschr. 1887.
- Möller*, Über dem Tuberkelbacillus verwandte Mikroorganismen. Therapeutische Monatshefte. 1898.
- , Über aktive Immunisierung gegen Tuberkulose. Zeitschrift f. Tuberkulose u. Heilstättenwesen. 1904.
- Müller*, Aktinomykose und Karzinom. Inaug.-Diss. Berlin 1888.
- Piatkowski*, Über eine neue Eigenschaft der Tuberkel- und anderer säurefester Bazillen. Deutsche med. Wochenschr. 1904.
- Schlegel*, Aktinomykose. In Kolle und Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen.
- , Aktinomykose des Menschen und der Tiere. Ergebnisse von Lubarsch und Ostertag, Bd. 5.
- Weber* und *Taute*, Die Kaltblütertuberkulose. Tuberkulosearbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte. 1905.

Leiden, im Januar 1907.

geschrieben werden. Um eher zu ermöglichen, daß sich die berufenen Vertreter der einzelnen Fachrichtungen zu der mühevollen und zeitraubenden Arbeit der Abfassung derartiger Übersichten bereit finden, hat der Vorstand der **Association internationale des Botanistes** die Herausgabe des Unternehmens in die Hand genommen, und die freundliche Aufnahme, welche der Gedanke bei denjenigen Männern gefunden hat, die zunächst um ihre Hilfe bei der Herausgabe des 1. Bandes des Unternehmens gebeten worden waren, berechtigt zu der Hoffnung, daß die neue Zeitschrift, welche bestimmt ist, eine sehr wünschenswerte Ergänzung des „Botanischen Centralblattes“ darzustellen, viele Freunde finden und sich in den Kreisen der wissenschaftlich arbeitenden Botaniker als ein unentbehrliches Hilfsmittel bewähren wird. Die zu veröfentlichenden Beiträge sollen in deutscher, englischer oder französischer Sprache gedruckt werden.

Die „Progressus“ erscheinen in zwanglosen Heften, die in einem Zwischenraum von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die Progressus zu dem Vorzugspreis von 13 M. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 M. für den Band beträgt, Erledigung finden.

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.

Von Dr. **W. Delmer**, Professor an der Universität Jena. Mit einer Tafel.
Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Über einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage“ in Java. 6. Die Kultur des Kakao- baumes auf Java. 7. Die Kultur des Fiebertindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und in Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapur.

Biologische und morphologische Untersuchungen über

Wasser- und Sumpfgewächse. Von Prof. Dr. **Hugo Glück** in Heidelberg. Erster Teil: **Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen.** Mit 25 Textfiguren und 7 lithograph. Doppeltafeln. Preis: 20 Mark. — Zweiter Teil: **Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten; über die Turionenbildung des Utricularia-Arten; über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über Ceratophyllum.** Mit 28 Textfiguren und 6 lithographierten Doppeltafeln. Preis: 18 Mark.

Verlag von GUSTAV FISCHER in JENA.

Vorlesungen über Deszendenztheorien

mit
besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage
gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.

Von

Dr. J. P. Lotsy.

— Erster Teil. —

Mit 2 Tafeln und 121 Textfiguren. — Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.
Botanische Zeitung 1903, No. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar, und deshalb ist Lotsy's Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freuden zu begrüßen.

Frankfurter Zeitung 1906:

... Es kann also das Buch allen denen empfohlen werden, die sich für die Theorien von der Entstehung der Arten, der Anpassung der Variation und Vererbung interessieren.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F., Bd. V, No. 25:

Das Buch Lotsy's ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Anfange der Lotsy'schen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte

gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.

Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik.

Von Dr. J. P. Lotsy.

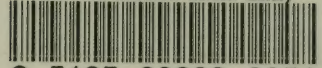
— Erster Band: **Algen und Pilze.** —

Mit 430 Abbildungen im Text. — Preis 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergetische Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pleosporaceae. 21. Pyrenomyces und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellaceae. 25. Entolomataceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes. Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Chlorophyten. — Namenregister. — Sachregister.



New York Botanical Garden Library



3 5185 00288 3351

